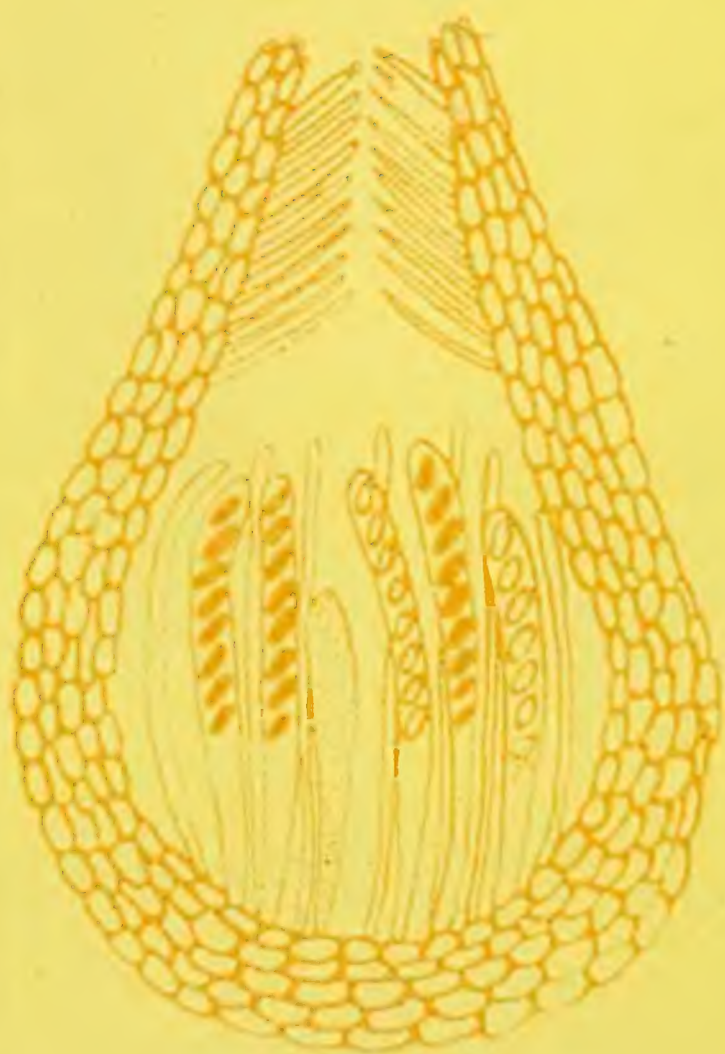


VISIT...

LANZAROTE
Caliente.COM

Т.И. Билай
В.А. Захарченко

Определитель термо- фильных грибов



АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНСКОЙ ССР

ИНСТИТУТ МИКРОБИОЛОГИИ И ВИРУСОЛОГИИ

ИМ. Д.К.ЗАБОЛОТНОГО

Т.И.Билай

В.А.Захарченко

Определитель
термо-
фильных
грибов

УДК 577.15:582.28

Определитель термофильных грибов / Билай Т.И., Захарченко В.А. — Киев : Наук. думка, 1987. — 112 с.

В определителе приведены литературные данные и результаты исследований авторов по экологии, физиологии и систематике термофильных грибов. На основании изучения их физиологических особенностей, морфолого-культуральных признаков, а также типовых коллекционных культур даны описание и диагнозы для определения известных в мировой литературе (около 32 видов) термофильных грибов. Освещены вопросы истории их изучения, эколого-биохимические особенности, кратко изложены основы практического применения.

Для ботаников, микробиологов, экологов.

Ил. 52. Табл. 2. Библиогр.: с. 95—104.

Ответственный редактор *И.А.Дудка*

Рецензенты *Е.И.Квасников, С.П.Вассер*

Редакция физиологической, биохимической
и медицинской литературы

Тарас Иванович Билай

Валентина Алексеевна Захарченко

ОПРЕДЕЛИТЕЛЬ ТЕРМОФИЛЬНЫХ ГРИБОВ

*Утверждено к печати ученым советом
Института микробиологии и вирусологии
им. Д.К.Заболотного АН УССР*

Редактор Т.Д.Станишевская

Оформление художника Ю.П.Щепкина

Художественный редактор И.Е.Писарева

Технические редакторы И.Ф.Михалкина, Т.М.Зубрицкая

Оператор Л.Н.Федоренко

Корректоры Т.А.Обора, В.И.Гломозда

ИБ № 2462

Подп. в печ. 15.05.87. БФ 26066 Формат 60x84/16. Бум.офс. № 1. Гарн. Прес Роман. Офс. печ. Усл.печ.л. 6,51. Усл.кр.-отт. 6,86. Уч.-изд.л. 8,57. Тираж 850 экз. Заказ 7-427. Цена 65 к.

Оригинал-макет подготовлен в издательстве "Наукова думка". 252601 Киев 4, ул. Репина, 3.

Киевская книжная типография научной книги. 252004 Киев 4, ул. Репина, 4.

Б 2003000000-410 333-87

© Издательство "Наукова думка", 1987

M221 (04)-87

ОБЩАЯ ЧАСТЬ

ТЕРМОФИЛЬНЫЕ ГРИБЫ – ТАКСОНОМИЯ, ЭКОЛОГИЯ, ТЕРМОФИЛИЯ

Таксономическая характеристика термофильных грибов. Термофильные грибы представляют гетерогенную, малочисленную в таксономическом отношении (в настоящее время число их видов достигает свыше 30), но повсеместно распространенную группу. В табл. 1 приведен хронологический перечень их описания включительно по 1984 г. Необходимо отметить, что наряду с увеличением числа описываемых новых видов термофильных грибов происходит ревизия правильности их таксономического положения, но она большей частью касается пересмотра их в ранге родов. Термофилия продолжает использоваться многими авторами в качестве критерия для отдельных видов и разновидностей: *Chaetomium thermophile* (La Touche, 1958) и его разновидности — *Ch. thermophile* var. *dissitum* и *Ch. thermophile* var. *coprophile* (Cooney, Emerson, 1964; Tansey, 1971); *Humicola insolens*; *H. grisea* var. *thermoidea*; *Malbranchea pulchella* var. *sulfurea*; *Torula thermophila* (Cooney, Emerson, 1964).

Как видно из систематического списка термофильных грибов, известные их виды представлены преимущественно двумя классами — сумчатыми (*Ascomycetes*), к которым относятся 13 видов, 3 разновидности, и дейтеромицетами (*Deuteromycetes*), включающими 18 видов; из класса зигомицетов (*Zygomycetes*) известны 4 вида термофильных грибов.

Анализ морфологических признаков отдельных видов термофильных грибов не позволяет отметить общих морфогенетических особенностей, которые могли бы быть связаны с адаптацией к росту при повышенной температуре. По-видимому, этот процесс определяется многообразными путями и разными особенностями отдельных видов и, вероятно, обусловлен не только визуальными морфолого-культуральными признаками, но и особенностями более тонкой структурной организации.

Между тем в настоящее время не установлена корреляция между морфогенетическими особенностями отдельных видов термофильных грибов и их термофилией. Можно предполагать, что термофилия обусловлена кроме физиолого-биохимических особенностей, вероятно, и морфолого-культуральными, а также признаками более тонкой структурной организации. Определенные виды термофильных грибов отличаются, например, по половому признаку их таллома: *Mucor miehei* — гомоталлический, а *Mucor pusillus* — гетероталлический. Гетероталлическим мицелием характеризуется и сумчатый термофильный гриб *Melanocarpus albotyces*.

Термофильные виды класса сумчатых грибов принадлежат к порядкам разного уровня организации их плодовых тел — как к более примитивным

Таблица 1. Хронологический перечень описания облигатных видов термофильных грибов

№ п/п	Вид	Год описа- ния	Автор	Субстрат изоляции
1	<i>Mucor pusillus</i>	1886	Lindt	Плесневелый хлеб
2	<i>Thermomyces lanuginosus</i>	1899	Tsiklinskaja	Садовая почва
3	<i>Thermoascus aurantiacus</i>	1907	Miehe	Самонагревающееся сено
4	<i>Thermoidium sulfureum</i>	1907	"	Самонагревающиеся листовен- ные компосты
5	<i>Penicillium duponti</i>	1911	Griffon, Maub- lanc	Удобрение, влажное сено
6	<i>Dactylomyces thermophi- lus</i>	1912	Sopp	Куски древесины
7	<i>Chaetomium thermophile</i>	1950	La Touche	Солома, инкубируемая при по- вышенной температуре, само- нагревающаяся солома
8	<i>Humicola stellata</i>	1961	Bunce	Самонагревающееся сено
9	<i>Chaetomium virginicum</i>	1961	Ames	Разлагающиеся листья
10	<i>C.britannicum</i>	1961	"	Компост для грибов
11	<i>Allescheria terrestris</i>	1963	Apinis	Почвы аллювиальные, верхний слой дерна сухих пастбищ
12	<i>Sporotrichum thermophile</i>	1963		То же
13	<i>Torula thermophila</i>	1964	Cooney, Emer- son	Соломенная подстилка для до- машней птицы, конский навоз, компосты для грибов
14	<i>Myriococcum albomyces</i>	1964	Те же	Соломенная подстилка для гнезд птиц
15	<i>Humicola insolens</i>	1964		Вымоченные ветки кустарника гваюлы
16	<i>H. grisea</i> var. <i>thermoidea</i>	1964		Компостированный раститель- ный материал, грибной ком- пост
17	<i>Chaetomium thermophile</i> var. <i>coprophile</i>	1964		Конский навоз и солома, инку- бируемая при 50 °С
18	<i>C.thermophile</i> var. <i>dissi- tum</i>	1964		Соломенная подстилка для до- машних птиц и листовенный опад
19	<i>Mucor miehei</i>	1964	" "	Самонагревающееся сено
20	<i>Stilbella thermopila</i>	1964	Fergus	Компосты для грибов
21	<i>Dactylomyces crustaceus</i>	1964	Apinis, Ches- ters	
22	<i>Talaromyces emersonii</i>	1965	Stolk	Компосты, хранящиеся в куч- ках зерномасличных пальм, почва
23	<i>T.thermophilus</i>	1965		Вымоченные ветки кустарника гваюлы
24	<i>Thermomyces ibadanensis</i>	1966	Apinis, Eggins	Хранящееся в кучах зерно мас- личных пальм
25	<i>Thielavia thermophila</i>	1969	Fergus, Sinden	Компосты для грибов
26	<i>Mucor tauricus</i>	1970	Милько, Шку- ренко	Лугово-каштановая солонцева- тая почва, Крым

№ п/п	Вид	Год описа- ния	Автор	Субстрат изоляции
27	<i>Papulaspora thermophila</i>	1971	Fergus	Компосты для грибов
28	<i>Talaromyces byssochlamydoides</i>		Stolk, Samson	
29	<i>Acremonium thermophilum</i>	1972	Gams	Самонагревающийся сахарный тростник
30	<i>A.alabamense</i>	1974	Morgan-Jones	Лесная подстилка
31	<i>Chrysosporium fergusii</i>	1974	v. Klopotek	Компосты для грибов
32	<i>Thielavia australiensis</i>	1975	Tansey	Материал птичьих гнезд
33	<i>Humicola hyalothermophila</i>	1979	Moubasher, Mazen, Abdel-Hafez	Из различных субстратов
34	<i>Rhizomucor nainitalensis</i>	1982	Joshi	Гниющая древесина
35	<i>Scytalidium indonesiacum</i>	1982	Hedger, Samson, Basuki	Сельскохозяйственные и лесные почвы
36	<i>Scytalidium allahabadum</i>	1983	Narain, Srivastava, Mehrotra	Городские отбросы
37	<i>Myceliophthora hinnulea</i>	1983	Awao Udagawa	Почва
38	<i>Thermoascus aurantiacus</i> var. <i>levisporus</i>	1984	Upadhyay, Farmelo, Goetz, Melan	"

формам порядка *Plectascales*, так и к более высокоорганизованным — *Pyrenomycetales*. Нельзя отметить общности в наличии конидиальных и сумчатых стадий развития: одни виды имеют обе стадии (*Talaromyces duponti* и *Penicillium duponti*), другие — только сумчатую (*Chaetomium thermophile*) или только конидиальную стадию (*Humicola insolens*, *H.grisea* var. *thermoidea*, *Torula thermophila*, *Malbranchea pulchella* var. *sulfurea*).

Однако при значительной гетерогенности морфолого-культуральных признаков отдельных видов термофильных грибов в границах классов и родов общим является их термофилия, т.е. способность роста и развития при повышенной температуре. В этом отношении термофильные грибы, представляя определенную экологическую группу, характеризуются как таксоны, обладающие отличительным признаком — ростом при повышенной температуре.

Экологические ниши термофильных грибов. Распространение термофильных грибов обуславливается их способностью осуществлять нормальные процессы жизнедеятельности при повышенной температуре (оптимум 45–55 °C), при которой мезофильные грибы гибнут или приостанавливают рост и развитие. До недавнего времени природной экологической нишей термофильных грибов считались преимущественно различные самонагревающиеся растительные субстраты (зерно хлебных злаков и других культур, сено, солома и др.).

Термогенез, или самонагревание масс органических субстратов, происходит в результате специфических микробиологических процессов. Это явле-

ние возникает при прекращении или затруднении рассеивания энергии, не используемой микроорганизмами в процессе аэробного метаболизма и выделяемой в виде тепла. Повышение температуры в самонагревающихся органических субстратах в течение короткого периода времени достигает 70–80 °C, иногда более. Грибы используют до 5–10 % энергии метаболизируемых субстратов, остальная часть выделяется в виде тепла (Мишустин, 1950). Величина теплопродукции зависит от характера растительного субстрата, степени его увлажнения, аэрации и других факторов.

В процессе самонагревания происходит смена преобладающего состава микроорганизмов — вначале бурно развивается аэробная бактериальная и грибная мезофильная микрофлора, при повышении температуры субстрата ее численность резко снижается и преобладающими становятся термофильные микроорганизмы, жизнедеятельность которых вызывает дальнейшие глубокие изменения субстрата. Следует отметить, что значительно обстоятельнее изучена бактериальная флора самонагревающихся растительных субстратов, чем грибная. Сравнительно до недавнего времени было описано только несколько видов термофильных грибов, выделенных из самонагревающихся растительных субстратов. Однако по мере изучения термофильных грибов, расширения объектов и районов их исследования увеличивается число как описанных видов, так и их местообитаний. Становятся известными новые местообитания в природе и областях деятельности человека, особенно в новых условиях, связанных с развитием научно-технического прогресса. Современные данные о распространении термофильных грибов позволяют отметить наличие разнообразных природных и антропогенного происхождения их экологических ниш (Билай, 1982).

Причиной самонагревания зерна хлебных злаков, в результате которого температура массы зерна повышается до 60 °C, является развитие грибов. Доказательные данные о роли микроорганизмов в процессах самонагревания получены Н.Миехе (1907, 1911) и К.Ноаск (1912, 1920), которые экспериментально показали роль микроорганизмов, выделенных из самонагревающихся масс зерна, сена, установили смену мезофильных видов термофильными, связь между температурой самонагревающихся масс и оптимальной температурой роста грибов. Авторами выделены виды: *Thermomyces lanuginosus*, *Aspergillus fumigatus*, *Mucor pusillus*, *Absidia lichtheimii*, *Thermoascus aurantiacus*, *Malbranchea pulchella* var. *sulfurea* (*-Thermoidium sulfureum*).

Микробиологические процессы самонагревания зерна хлебных злаков и термофильные микроорганизмы в нем изучались многими отечественными и зарубежными авторами, которые установили увеличение термофильной микрофлоры, особенно *A.fumigatus*, при самонагревании зерновых масс.

В первой фазе самонагревания сена, которое чаще подвержено этому, чем солома, преобладающая мезофильная бактериальная и грибная флора в связи с повышением температуры, а также снижением степени аэрации, сменяется термофильной грибной. Грибы, особенно обильно спороносящие виды рода *Aspergillus*, становятся преобладающими, что нередко создает

”пыльность” такого сена. Кроме видов *Aspergillus* при повышении температуры самонагревающегося сена до 40 °C растут виды рода *Sporotrichum*, *Malbranchea pulchella* var. *sulfurea*; при повышении температуры до 50 °C и выше — преобладают *A.fumigatus*, *M.pusillus*, *Thermomyces lanuginosus*, *Thermoascus aurantiacus*. Аналогичная флора термофильных грибов отмечена как на самонагревающихся, так и в той или иной степени подвергающихся воздействию повышенной температуры растительных субстратах — соломе сахарного тростника, торфе и др., а также на растительных остатках, например прибрежных травах, сельскохозяйственных растениях, наносных морских водорослях, лиственном опаде и других растительных субстратах. Из отдельных субстратов выделены *Mucor miehei*, *Scopulariopsis brevicaule*, *Sporotrichum thermophile*, *Torula thermophila*, *Thielavia thermophila*, *Paecilomyces* sp., *P.varioti*, *Humicola stellata*, *Stilbella thermophila*, *Thermoascus crustaceus*, *Dactylomyces thermophilus*.

Термофильные грибы (Cooney, Coneg, 1952; Emerson, 1964) выделены из самонагревающегося конского навоза и подстилки, птичьего помета, навоза коров, оленей. Их обнаружение может быть связано с попаданием спор в желудочно-кишечный тракт из кормовых растений, почвы или подстилки и почвы при созревании навоза. Значительное распространение термофильных грибов отмечено в различных компостах, особенно в период их самонагревания, когда температура достигает 50—60 °C и более, мезофильные виды не выдерживают конкуренции с термофильными. Отмечена также смена видового состава и преобладающих видов, их ассоциаций на разных фазах созревания компостов. Наряду с компостированием различных сельскохозяйственных отходов и компостами для культивирования шампиньонов приобретают все возрастающее значение вопросы компостирования городских отходов, состоящих из разнообразных целлюлозосодержащих и искусственных полимерных субстратов.

Видовой состав термофильных грибов в самонагревающихся массах городских отходов зависит от состава компостируемых масс, он также изменяется в процессе их самонагревания. Так, например, в одних случаях преобладали *Talaromyces* (*Penicillium*) *dupontii*, *Thermomyces lanuginosus* (Colucke et al., 1954); в других вначале преобладают *Geotrichum candidum* и *Cladosporium* sp., затем *Aspergillus fumigatus*, *Mucor pusillus*, *Humicola* sp.

Температура является важным фактором в формировании микофлоры и периодичности состава ее компонентов. Рост термофильных грибов может происходить в поверхностных слоях почвы, подвергающихся нагреванию тепловой энергией Солнца до температуры, при которой не возможен рост мезофилов; облигатный термофильный гриб *Thermomyces lanuginosus* был впервые выделен П.В.Циклинской (1889) из садовой почвы. К.Noack (1912, 1920), изучая термостойкость грибов, выделенных из почвы, лесной подстилки, разрушенной древесины, гнезд и экскрементов птиц и других животных, высказал предположение о возможности выживания истинных термофильных грибов в верхнем слое почвы, подвергающемся воздействию тепловой

солнечной инсоляции. З.А.Ваксман и соавт. (1939) обнаружили термофильный гриб *Thermomyces* sp. и некоторые другие виды в почве и компостах и высказали предположение о взаимосвязи микрофлоры этих двух местобитаний термофильных грибов.

Начиная с 60-х годов появились более частые публикации об изучении термофильных грибов в различных типах почв и географических зонах. Полученные результаты позволяют считать эту немногочисленную по числу видов экологическую группу грибов постоянным компонентом почвенной микофлоры.

Наличие облигатных и факультативных термофильных грибов отмечено в аллювиальных почвах (Англия) в зависимости от степени затопления и глубины. Обнаружены *Mucor pusillus*, *Allescheria terrestris*, *Talaromyces dupontii*, *Thermoascus aurantiacus*, *Thermomyces lanuginosus*, *Aspergillus fumigatus* (преобладал); большее число изолятов выделялось на глубине 1–5 см, меньше 20–25 см, отдельные изоляты — на глубине 50–60 см.

Изучено наличие облигатных и факультативных термофильных грибов в окультуренных почвах разных климатических зон УССР. Термофильные грибы составляли до 8,59 % общего числа выделенных изолятов (до 1800 культур грибов), их содержание в среднем было около 1000 колоний/г сухой почвы. Они были представлены такими видами: *Melanocarpus albomyces*, *Thermomyces lanuginosus*, *Humicola insolens*, *H. stellata*, *Torula thermophila*, *Sporotrichum thermophile*, *Chaetomium thermophile*, *Rhizomucor pusillus*, *Malbranchea pulchella* var. *sulfurea*, *Thermoascus aurantiacus*. При этом *Thermomyces lanuginosus* выделялся главным образом из почв Лесостепи и Полесья УССР, часто на полях с пожнивными остатками; *Humicola insolens*, *Melanocarpus albomyces* — преимущественно в почвах юга УССР, повсеместно выделялся *Malbranchea pulchella* var. *sulfurea* (Пидопличко, Захарченко, 1970, 1971; Билай, Захарченко, 1971; Захарченко, Жернова, 1971; Пидопличко, Билай, 1975).

Анализ амплитуды оптимального линейного роста показал, что у большинства видов облигатных термофилов она шире в сторону способности роста при повышенной температуре, чем у многих видов факультативных термофилов и мезофильных грибов (Билай, Захарченко, 1971). Содержание облигатных термофильных грибов естественных растительных ассоциаций юга УССР в верхнем горизонте почв до 2 см глубины значительно выше, чем в более глубоких горизонтах. Так, на глубине 2–5 см их количество составляет в зависимости от характера почвенного образца от 5 до 50 %, а на глубине 5–8 см — до 0–40 % по сравнению с содержанием в горизонте до 2 см. Противоположная закономерность отмечена в отношении мезофильных грибов: их содержание значительно возрастает на глубине 2–5 см, достигая 115–255 %, а также на глубине 5–8 см, составляя в отдельных образцах 52–600 % и более по сравнению с содержанием их в горизонте почвы до 2 см.

Анализ наличия облигатных, факультативных термофилов и некоторых мезофилов показал, что в горизонте до 2 см имеются только виды облигатных термофильных грибов, которые не отмечены в образцах двух других го-

ризонтов (2—5 и 5—8 см). В то же время *Aspergillus fumigatus* при культивировании посевов из образцов почвы при 42 °С обнаруживался во всех трех горизонтах, хотя число колоний снижалось в большинстве образцов с глубиной горизонта. Эти данные позволили предположить, что в результате влияния повышенной температуры отдельные виды почвенных грибов адаптируются к ней. Этот процесс может сопровождаться расширением их амплитуды температуры максимального роста.

Термофильные грибы часто доминируют при поражении различных видов промышленного сырья. Изучена флора термофильных грибов, обнаруженных при самонагревании больших масс хранящейся стружки древесины на целлюлозно-бумажных предприятиях (Bergman, Nilsson, 1966, 1967, 1968; Shields, 1969; Tansey, 1971). Выделены термофильные грибы: *Chaetomium thermophile* и его разновидности, *Thermomyces lanuginosus*, *Sporotrichum thermophile*, *Thermoascus aurantiacus*, *Talaromyces* sp., *Aspergillus fumigatus*. По данным М.Танси (1975), *Ch.thermophile* var. *dissitum*, *Thermoascus auranticus*, и *Humicola grisea* var. *thermoidea* выделялись из свежей несамонагревающейся древесины, а на обуглившейся впоследствии древесине преобладали *T.lanuginosus*, *Talaromyces emersonii*, *Thermoascus aurantiacus* и *Sporotrichum thermophile*. Многие из обнаруженных на древесной стружке термофильных грибов, обладая целлюлозолитическими свойствами, вызывают ее порчу, снижение качества и часто делают непригодной для использования.

В процессе ферментации древесных остатков (тополя) отмечены смена преобладающих видов термофильных грибов в зависимости от продолжительности процесса и изменение их количественного содержания (Iodice et al., 1974, 1975); *Chaetomium thermophile* выделен из древесных щеп в Японии (Minoura et al., 1973). Из хранящихся масс зерна масличных пальм и отжимок из него выделены виды *Thermomyces ibadanensis*, *Chaetomium thermophile*, *Penicillium dupontii*. Оптимальная температура их роста 42—47 °С, максимум 60—61 °С. Эти виды образуют липолитические ферменты и вызывают прогоркание масла (Eggins, Coorsey, 1964; Apinis, 1966; Oso, 1974). Сирды зерна обильно прорастают мицелием этих грибов.

При определенных условиях сбора урожая арахиса и хранения его зерна оно поражается многими видами термофильных грибов (Taber, 1975); из ферментируемых листьев табака выделены *Thermomyces lanuginosus*, *Melanocarpus albomyces*, *Malbranchea pulchella* var. *sulfurea*, *Talaromyces dupontii* (Tansey, 1975).

Термофильные грибы способны разлагать многие пластификаторы (Eggins et al., 1971; Mills, Eggins, 1974). Разрушение пластификаторов, которые были устойчивы к воздействию мезофильных микроорганизмов, происходило в почве при заселении популяцией термофильных микроорганизмов.

М.Танси, Т.Брок (1978, 1981) указывают на такие термальные зоны обитания термофильных грибов, как угольные отвалы (70—100 °С), воды бытового и промышленного назначения (55—80 °С и выше), охлаждающие воды, отходы многих технологических процессов, паровых и конденсацион-

ных труб (до 50 °C). Термофильные грибы обнаружены на поверхности отвальных пород при каменноугольной добыче. Обследованы так называемые теплые участки с высокой температурой поверхности, возникающей вследствие непрерывного горения материалов внутри породы, и участки с обычной температурой поверхности породы (Evans, 1971).

Наиболее часто выделялись из теплых участков *Aspergillus fumigatus*, *Rhizomucor pusillus*, *Thermomyces lanuginosus*. Эти виды могут считаться, по мнению Evans, индикаторными для широкого спектра различных субстратов, имеющих повышенную температуру. Показана значительная вариабельность термофильных видов грибов в отношении температуры; для одних видов максимальная температура 60 °C, для других — 55, для некоторых до 50 °C и соответственно минимальная 28–30, 20 и 14–18 °C.

Из геотермальных почв и источников, вод ядерных реакторов выделены обильно развивающиеся облигатные термофильные грибы, среди них *Dactyliaria gallopora*, вызывающий заболевание энцефалитом (Tansey, Brock, 1978). Многие виды термофильных грибов выделены из растительных остатков в водоемах для охлаждения труб различного назначения (t 25–37 °C), при этом *Aspergillus fumigatus* отмечен повсеместно, а *Thermomyces lanuginosus* только в местах скопления растительных остатков с температурой не ниже 37 °C.

Описано выявление термофильных грибов на растительных остатках и иле холодных озер в Японии (Tubaki et al., 1978), антарктических и субантарктических почвах Австралии (Ellins, 1980). Наличие термофильных грибов в этих неспецифических условиях объясняют их занесением с растительными остатками и способностью к выживанию при низкой температуре, они могут быть в составе микофлоры местной фауны и сохраняются в этих почвах в виде спор. Кроме того, споры термофильных грибов могут быть занесены из других местообитаний обычным путем распространения (человеком или животным) или, что также вполне вероятно, проявлять жизнедеятельность в "микросреде" с повышенной температурой, возникающей при разложении органических субстратов даже в арктических почвах.

Некоторым подтверждением "миграции" термофильных грибов в зоны с низкой температурой является их обнаружение в кишечнике крупного рогатого скота (Ломова, 1962), подстилке домашних птиц и крупного рогатого скота (Cooney, Emerson, 1964). В оперениях воробьев, ворон обнаружены *Rhizomucor pusillus*, *Chaetomium thermophile*, *Talaromyces duportii*, *Thermoascus aurantiacus*; в помете оленей, коров — *Humicola insolens*, *Malbranchea pulchella* var. *sulfurea* и другие виды (Minoura et al., 1973). Многие виды термофильных грибов обнаружены в гнездовом материале, который состоит из стеблей и листьев растений (Tansey, 1973), выделены из гнездового материала и подстилки домашних и других птиц, птичьих инкубаторов (Cooney, Emerson, 1964; Tansey, Yack, 1975; Samson, Tansey, 1975). Эти данные расширяют сведения о местообитаниях термофильных грибов и возможных путях их переноса на расстояния.

В воздухе из района каменноугольных разработок, предприятий деревообрабатывающей промышленности, окрестностей городов обнаружены многие виды облигатных и факультативных термофильных грибов: *Rhizomucor pusillus*, *Allescheria terrestris*, *Chaetomium* sp., *Talaromyces thermophilus*, *Temersonii*, *Sporotrichum thermophile*, *Thermomyces lanuginosus*, *Humicola insolens*, *H. grisea* var. *thermoidea* и др. (Stolk et al., 1969; Evans, 1972; Takur, 1977). Попадая в воздух из почвы и различных видов пораженных субстратов, термофильные грибы могут распространяться различными путями и расширять при благоприятных условиях свои местообитания.

В заключение нельзя не отметить роль термофильных грибов в заболеваниях человека и животных — микозах, микотоксикозах, аллергиях и др., но этот вопрос представляет предмет специального обсуждения.

Таким образом, термофильные грибы, представляя сравнительно немногочисленную в таксономическом отношении группу организмов, ограничено, но повсеместно распространены. Их генезис в природных и антропогенных экологических нишах осуществляется в двух основных местообитаниях: самонагревающихся органических субстратах и термальных. При этом в природных и антропогенных нишах термофильные грибы составляют довольно стабильный компонент микофлоры этих субстратов, нередко доминирующий.

Термофилия грибов и их классификация по этому признаку. Эколого-таксономическая характеристика термофильных грибов в природных и антропогенных экологических нишах находится в непосредственной связи с вопросами термофилии грибов и их классификации по признаку отношения к повышенной температуре. Представители разных групп термофильных грибов проявляют жизнедеятельность в пределах 40–60 °C: микроскопические гифальные грибы — 50–60, дрожжеподобные — 45–60 °C.

Представления о термофилии грибов, их классификации по этому признаку со времени первых публикаций В.П.Циклинской были предметом обсуждения многих авторов. Общепринятое разделение грибов, как и других микроорганизмов, по их отношению к температуре на три основные группы (термофилы, мезофилы, психрофилы) требует в пределах каждой из них для отдельных таксонов уточнения температурных границ роста и степени толерантности к повышенной температуре. Эта необходимость вызвана различием амплитуды крайних значений и оптимальной температуры для роста, морфогенеза, биосинтетической активности у разных видов термофильных грибов (Билай, 1985).

В классификации термофильных грибов по отношению к повышенной температуре отдельными авторами использованы разные критерии: максимальные и минимальные ее значения для роста и спорообразования; амплитуда оптимальной и минимальной температуры для роста. При этом более или менее четкие критерии использованы авторами для определения настоящих термофильных грибов, в отношении же так называемых термотолерантных видов разными исследователями использованы неоднозначные критерии в разделении их на группы. Выделение групп микро-, психротермофиль-

ных, или термотолерантных, основано не на определении устойчивости этих видов к пониженной или повышенной температуре, а на способности роста при этой температуре. Между тем термин "термотолерантность" (резистентность, терпимость) в большей (если не в полной) степени характеризует способность выживать под влиянием пониженной или повышенной температуры (и других факторов), чем способность роста при таких значениях температуры. Это подтверждается немногочисленными исследованиями, имеющимися в настоящее время. Например, по данным С. Fergus (1971), наиболее термоустойчивым является *Thermomyces lanuginosus*, фрагменты мицелия и спор которого в субстрате не теряли жизнеспособности при 68 °C в течение 45 мин, в то время как *Talaromyces duponti*, *Chaetomium thermophile* и некоторые другие виды, имеющие кардинальную максимальную температуру роста также около 60 °C, проявляли значительно более низкую термоустойчивость. Наименее термоустойчивыми были *Melanocarpus albomyces* и *Stilbella thermophila*, которые соответственно утрачивали жизнеспособность через 4 и 2 ч при 59 °C. Следовательно, устойчивость к температуре роста выше максимальной у разных видов термофильных грибов не коррелирует с их термофильностью, т.е. способностью роста при повышенной температуре. Аналогичные данные получены нами в отношении многочисленных изолятов *Aspergillus fumigatus*, которые проявляли различную способность к росту при повышенной температуре (42–45 °C) и термоустойчивость. Различные значения температуры, характеризующей терморезистентность и термофильность, отмечены также у двух видов *Chrysosporium*: изученные 12 изолятов *C. tropicum* имели оптимальную температуру роста 37–45 °C, при 45 °C они хорошо росли и спорулировали, но при 50 °C в течение 7 дней утрачивали жизнеспособность. Штаммы *C. keratinophilum* также не выживали при 50 °C, но имели оптимальную температуру роста 25 °C; при 45 °C только у отдельных изолятов диаметр колоний достигал 1,5–2,0 мм, в то время как у *C. tropicum* он был в пределах 27–39 мм. Следовательно, у двух изучаемых видов термотолерантность находится в пределах 50 °C, а термофильностью они резко различаются (Padhye, 1969).

Неодинаковая устойчивость разных видов термофильных грибов отмечена также к низкой температуре 1–2 °C (Arpinis, 1963). После культивирования грибов, выделенных из аллювиальной почвы, в течение пяти дней на ряде сред при 1–2 и 57–58 °C отмечена потеря жизнеспособности у *Thermascus aurantiacus* после пребывания при 1–2 °C и сохранение ее у *Allescheria* (Thielavia) *terrestris*, *Thermomyces lanuginosus* и *Mucor miehei*. Не отмечено роста после пребывания при 57–58 °C у *Allescheria terrestris*, *Aspergillus fumigatus* и *Mucor miehei*.

Таким образом, термофильность грибов не коррелирует с их способностью оптимального роста и развития при повышенной температуре, а если в той или иной степени коррелирует, то неоднозначно их термотолерантности как способности к выживанию (устойчивости) при повышенной температуре.

Мы считаем, что при классификации термофильных грибов по их отно-

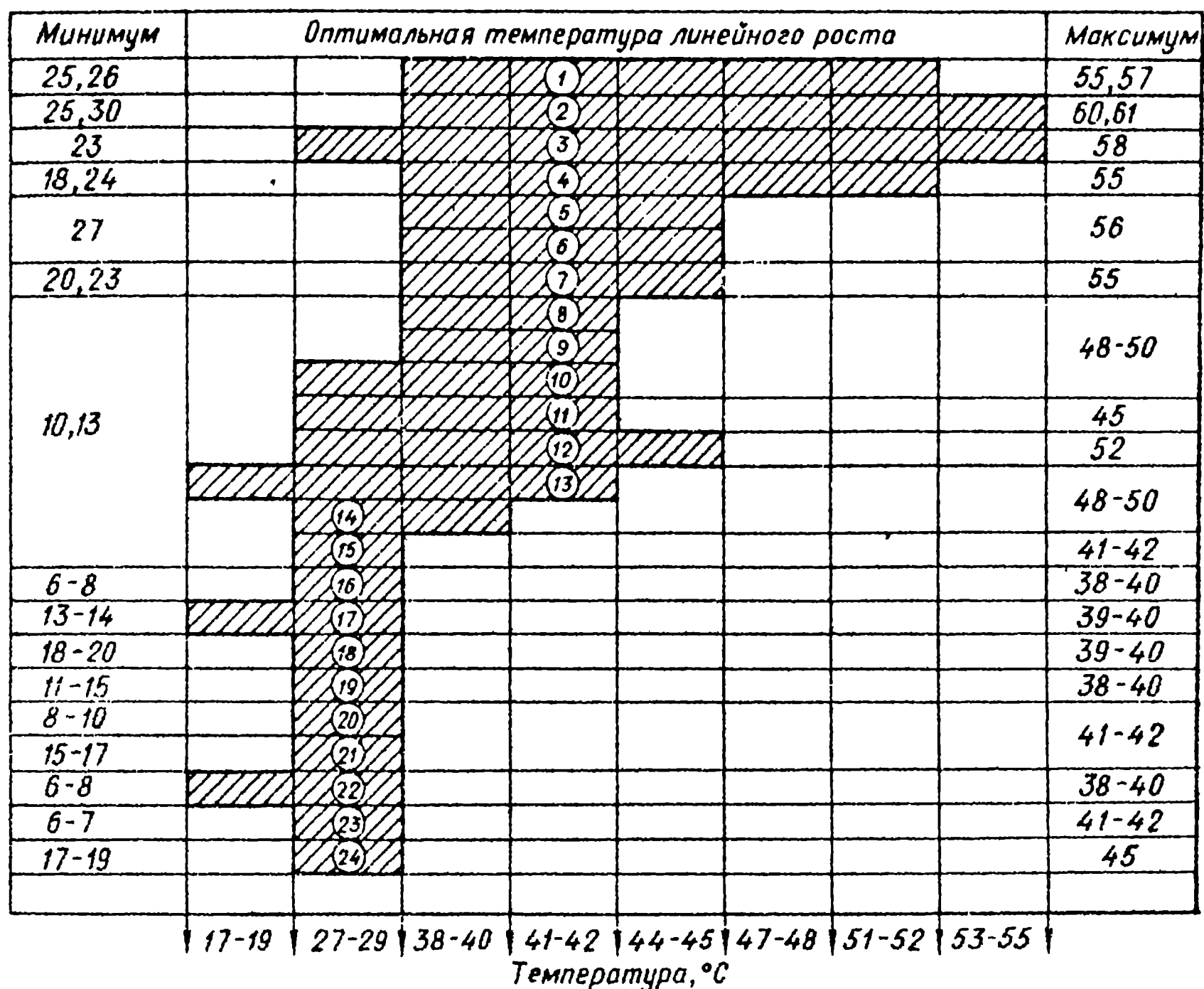


Рис. 1. Амплитуда температур оптимального линейного роста термофильных и мезофильных грибов:

1 – *Melanocarpus albomyces*, 2 – *Thermomyces lanuginosus*, 3 – *Torula thermophila*, 4 – *Sporotrichum thermophile*, 5–6 – *Malbranchea pulchella* v. *sulfurea*, 7 – *Humicola insolens*, 8 – *Aspergillus carneus*, 9 – *A. terreus*, 10 – *A. flavus*, 11 – *A. niger*, 12 – *A. fumigatus*, 13 – *A. awamori*, 14 – *A. nidulans*, 15 – *Torula expansa*, 16 – *A. ustus*, 17 – *Penicillium citrinum*, 18 – *P. funiculosum*, 19 – *A. candidus*, 20 – *P. nigricans*, 21 – *P. rubrum*, 22 – *Fusarium culmorum*, 23 – *Sordaria macrospora*, 24 – *Rhizopus microsporus*

шению к температуре необходимо принимать во внимание как минимальные и максимальные значения температуры роста для отдельных видов, так и особенно амплитуду оптимальной температуры, которая является показателем реализации адаптационных потенциалов видов, она характеризует их способность к осуществлению активных процессов жизнедеятельности.

Анализ оптимальной амплитуды линейного роста некоторых видов термофильных грибов показал, что она колеблется в значительных пределах (рис. 1). Как видно из рис. 1, у облигатных видов термофильных грибов она более широкая у *Melanocarpus albomyces*, *Thermomyces lanuginosus*, *Torula thermophila*, *Chrysosporium thermophilum* и *Malbranchea pulchella* var. *sulfurea*; у *Humicola insolens* значительно уже, хотя кардинальные значения повы-

шенной температуры роста в пределах 55–60 °С. Гораздо меньше амплитуда оптимальной температуры у термофильных видов аспергиллов и довольно ограничена, в пределах испытанной температуры, у мезофильных видов грибов.

Показатели кардинальной температуры роста также должны быть учтены при характеристике степени термофильности вида. Амплитуда минимальной и максимальной температур роста разных видов термофильных грибов имеет значение в их распространении и доминировании в различных экологических нишах (табл. 2).

Термофильные грибы мы разделяем на две основные группы:

1. Облигатные термофилы, включают виды, эволюционно более завершившие адаптивный процесс к существованию при повышенной температуре. Обычно эти виды имеют минимальную температуру не ниже 20–25 °С, оптимальную 42–55 и максимальную 55–62 °С.

2. Факультативные термофилы, их представители характеризуются широкой амплитудой оптимальных и крайних температур роста и способностью роста при температуре ниже 20 °С. В свою очередь факультативные термофилы подразделяем на две подгруппы: термомезофилы, имеющие оптимальную температуру роста около 30–40 °С, минимальную 10–12° (например, некоторые виды аспергиллов), и мезотермофилы с оптимальной температурой 24–28 °С (до 30°), максимальной в пределах 40–50 °С, минимальной ниже, чем у термомезофилов.

Предложенное нами деление термофильных грибов на облигатные и факультативные по отношению к повышенной температуре соответствует подходам к делению организмов по многим другим свойствам или признакам. Например, в фитопатологии — облигатные и факультативные фитопатогенные грибы (Рубин, Арцыховская, 1968; Горленко, 1973, 1981); в микробиологии — облигатные и факультативные анаэробы, азотфиксаторы, автотрофы и др. (Шлегель, 1972; Андреюк, 1963, 1972; Мишустин, Емцев, 1974); высшие растения — по характеру процессов фотосинтеза и отношению к кислороду и др.

На этом основании в тексте настоящего определителя мы пользуемся данными терминами при определении термофильности отдельных видов микромицетов.

Как уже отмечалось, грибы представляют обширную и гетерогенную группу организмов, различающихся морфологией, способами размножения, циклами развития, способами питания и местообитанием.

Согласно современным представлениям, грибы (Fungi) делят на два отдела: 1) слизневики, или миксомицеты (Mucromycota), вегетативное тело которых представлено голой плазменной массой с многочисленными ядрами или плотным скоплением амеб; 2) настоящие грибы (Eumycota), вегетативное тело абсолютного большинства которых представлено в виде гиф, образующих мицелий. Они составляют царство грибов Mycota (Ainsworth, Bisby, 1971; Talbot, 1971) или же подцарство в царстве растений с указанными выше двумя отделами (Ainsworth et al., 1973).

Таблица 2. Температурные границы роста облигатных и факультативных термофильных видов грибов

Вид	Температура роста, °C		
	минимальная	оптимальная	максимальная
<i>Zygomycetes</i>			
<i>Absidia corymbifera</i> (Cohn) Sacc. et Trott	14	40	50
<i>A. ramosa</i> (Lindt) Lendn.	10–13	40	52
<i>Rhizopus microsporus</i> v. Tiegh.	12	40	50–52
<i>R. cohnii</i> Berl. et de Toni	10	40	45–55
<i>Rhizomucor pusillus</i> (Lindt) Schipper	20–22	43–45	56–58
<i>R. miehei</i> (Cooney et Emerson) Schipper	20–22	43–45	56–58
<i>R. tauricus</i> (Milko et Schkurenko) Schipper	20–22	37–40	47–49
<i>Ascomycetes</i>			
<i>Emericella nidulans</i> (Eidam) Vuill.	10	35–37	51
<i>Talaromyces byssochlamydoides</i> Stolk et Samson	25	40–45	50
<i>T. thermophilus</i> Stolk	25–30	45–50	55–60
<i>T. leycettanus</i> Evans et Stolk	18	40–42	55
<i>T. emersonii</i> Stolk	30	40–45	55
<i>Thermoascus aurantiacus</i> Miehe	20–35	40–46	55–62
<i>T. crustaceus</i> (Apinis et Chesters) Stolk	20	37	55
<i>Dactylomyces thermophilus</i> Sopp	25	38–40	45
<i>Monascus ruber</i> v. Tiegh			
<i>Corynascus thermophilus</i> (Fergus et Sindén) v. Klopotek	20	45	56
<i>Melanocarpus albomyces</i> (Cooney et Emerson) v. Arx	26	37–42	57
<i>Thielavia terrestris</i> (Apinis) Malloch et Cain	22	42–45	55
<i>Chaetomium britannicum</i> Ames			50
<i>C. rectopilium</i> Fergus et Amelung	15	30–36	48
<i>C. cellulolyticum</i> Chahal et Hawksworth	20	37	50
<i>C. virginicum</i> Ames			50
<i>C. thermophile</i> La Touche	27	50	58
<i>C. thermophile</i> v. dissitum Cooney et Emerson	27	45–50	58
<i>C. thermophile</i> var. coprophile Cooney et Emerson	27	50–55	58
<i>Basydiomycetes</i>			
<i>Coprinus delicatulus</i> Apinis	20	37	48–50
<i>Deuteromycetes</i>			
<i>Malbranchea pulchella</i> Sacc. et Penz. var. <i>sulfurea</i> (Miehe) Cooney et Emerson	26–28	45	55–57
<i>Myceliophthora hinnulea</i> Awao et Udagawa	20	40–45	50
<i>Penicillium argillaceum</i> Stolk, Evans et Nilsson	15	35	50
<i>Aspergillus fumigatus</i> Fres.	12	37–43	55
<i>A. candidus</i> Link	10–15	45–50	50–55
<i>Acremonium thermophilum</i> W. Gams et Lacey	20	35–40	47
<i>A. flavum</i> W. Gams	20	28–37	45
<i>Paecilomyces variotii</i> Bain.	5	35–40	50
<i>P. puntonii</i> (Vuill.) Nannizi	30	30	50

Вид	Температура роста, °C		
	минимальная	оптимальная	максимальная
<i>Calcarisporiella thermophila</i> (Evans) de Hoog	20	40	45
<i>Dactylaria gallopava</i> (Cooke) Bhatt et Kendrick	14–16	40	50–52
<i>Scytalidium thermophilum</i> (Cooney et Emerson) Austwick	23	40	60
<i>S.indonesiacum</i> Hedger, Samson et Basuki	18–21	45	50–55
<i>Acrophialophora fusispora</i> (Saksena) Ellis	14	40	50
<i>Nodulisporium cylindroconidium</i> de Hoog	16	40	55
<i>Humicola hyalothermophila</i> Moubasher, Mazen et Abdel-Hafez	28	37–39	55
<i>H.insolens</i> Cooney et Emerson	23	35–40	55
<i>H.grisca</i> Traaen var. <i>thermoidea</i> Cooney et Emerson	25	38–46	56
<i>Thermomyces lanuginosus</i> Tsiklinsky	30	45–50	60–62
<i>T.stellatus</i> (Bunce) Apinis	24	40	50
<i>T.ibadanensis</i> Apinis et Eggins	31–35	42–47	60–61
<i>Stilbella thermophila</i> Fergus	25	35–50	55
<i>Papulaspora thermophila</i> Fergus	29–30	45	54–55

Отдел мицелиальных грибов Eumycota в этой системе подразделяется на 5 подразделов: 1) Mastigomycotina с тремя классами, представители которых в цикле развития образуют зооспоры или гаметы; 2) Zygomycotina с двумя классами, имеющими половое размножение (зигогамия) и бесполое с образованием спорангиоспор; 3) Ascomycotina с шестью классами; 4) Basidiomycotina с тремя классами; 5) Deuteromycotina с тремя классами.

Наряду с этой системой многие микологи используют и прежнюю, в которой грибы выделены в следующие самостоятельные отделы:

1) Chytridiomycota с одним классом Chytridiomycetes (хитридиевые) — мицелий отсутствует или слабо развит, зооспоры и гаметы одноклеточные, подвижные, половой процесс — изо-, гетеро- и оогамия;

2) Oomycota (Saprolegniomycota) с одним классом Oomycetes (оомицеты) — мицелий хорошо развит, обычно несептирован, зооспоры с двумя жгутиками (гладким и пушистым), половой процесс — оогамия, в результате которого возникает ооспора;

3) Eumycota — настоящие грибы, не имеющие подвижных стадий, включают 4 класса.

Класс Zygomycetes (зигомицеты) — мицелий хорошо развит, обычно без перегородок. Бесполое размножение неподвижными спорангиоспорами, редко — конидиями, половой процесс — зигогамия.

Класс Ascomycetes (аскомицеты) — мицелий у преобладающего большинства представителей хорошо развит, с перегородками. Половой процесс — гаметангиогамия, в результате которого образуются сумки (аски) с сумкоспорами (аскоспорами), бесполое размножение — конидиями.

Класс Basidiomycetes (базидиомицеты) — мицелий хорошо развит, сеп-

тирован. Половой процесс — соматогамия, в результате образуются базидии, на которых возникают базидиоспоры.

Класс *Deuteromycetes* (дейтеромицеты) — мицелий хорошо развит, бесполое размножение — конидиями; типичный половой процесс неизвестен.

Термофильные виды грибов представлены в настоящее время в основном тремя классами — *Zygomycetes*, *Ascomycetes*, *Deuteromycetes*.

Систематическую принадлежность гриба определяют на основе комплекса характерных морфолого-культуральных признаков, особенностей биологии, циклов развития, цитологических и биохимических особенностей.

МОРФОЛОГО-КУЛЬТУРАЛЬНЫЕ ПРИЗНАКИ ГРИБОВ

Культуральные признаки включают морфологию гриба при культивировании на определенных средах. К элементам морфологии колонии относятся ее размер, форма, ширина и строение края и центра, интенсивность роста, характер поверхности, цвет колонии, мицелия, репродуктивных органов, окраска обратной стороны колонии и среды. Отмечают наличие видоизмененных мицелиальных структур, склероциев, тяжей, наличие и характер образования репродуктивных органов.

Морфологическими признаками являются также особенности микроскопического строения мицелия, особенно органов размножения, цитохимические признаки (например, включение липидов), особенности тонкого строения клеточной оболочки, наличие и характеристика ядра (ядер) и других клеточных структур.

Так, для зигомицетов наиболее характерны следующие элементы морфологии репродуктивных органов: строение (наличие и характер оболочки и придатков), расположение (одиночные или в группах) антеридиев и оогониев, число гамет в них, характер строения спорангиеносцев, спорангиев и форма спорангиоспор (особенно для мукоровых грибов). Для сумчатых грибов наиболее характерны морфологические признаки, относящиеся к форме сумок и сумкоспор — окраска, вид клеточной оболочки (наличие шипов, бородавок, шероховатостей), число перегородок, наличие придатков (ресничек). Представители класса базидиомицетов с их сложной морфологической дифференциацией в пределах класса включают сложный комплекс признаков для определения видов. У дейтеромицетов наиболее существенными морфологическими признаками являются строение конидиеносцев, способ образования, форма и окраска конидий.

К элементам морфологии конидиеносцев относится прежде всего степень их дифференциации от мицелия. При этом различают мало или почти не дифференцированные конидиеносцы и четко обособленные от мицелия. У последних определяют простое или дихотомическое разветвление, их размеры, окраску, характер оболочки, расположение конидиеносцев.

Наиболее существенными элементами морфологии конидий дейтеромицетов являются способ их образования (артроспоры, бластоспоры, фIALоспоры) и расположение. Форма конидий, наличие придатков в их клетках,

характер и число перегородок и оболочки, размер, цвет при микроскопировании также относятся к числу характерных морфологических признаков, используемых при идентификации дейтеромицетов.

Морфолого-культуральные и биологические признаки, являющиеся основными в систематике грибов и при их идентификации, все более дополняются новыми данными об особенностях морфогенеза, тонкого строения методами электронной микроскопии, наличии видоспецифических метаболитов, которые позволяют более полно характеризовать отдельные виды грибов и их отличительные признаки.

Г и ф а — наиболее характерная морфологическая структура грибов, представляет собой цилиндрическую трубку, обычно 5—10 мкм в диаметре. В оболочке гифы заключена многоядерная протоплазма, которая непрерывно образует на растущем конце (апексе) новые клетки. Если гифа не имеет поперечных перегородок, то она называется асептированной; если протоплазма ее разделена на перегородки — септированной. Септированные гифы характерны для большинства сумчатых, базидиальных грибов и дейтеромицетов. Длина клетки гиф, т.е. расстояние между двумя поперечными перегородками, варьирует у разных грибов и зависит от возраста и условий культивирования.

Для некоторых групп грибов характерно явление деморфизма — способности мицелиальных грибов в зависимости от условий культивирования развиваться в виде дрожжеподобных клеток и, наоборот, дрожжей образовывать мицелий. Основной причиной такой трансформации является, по-видимому, разница в условиях, необходимых для роста и размножения (деления ядер) грибов.

М и ц е л и й представляет собой сложную систему гиф с выраженной дифференцировкой, проявляемой у разных видов в неодинаковой степени. Мицелий, состоящий из гиф, снабженных перегородками, называется многоклеточным, или членистым, а из гиф, лишенных перегородок, — нечленистым или одноклеточным. Мицелий, развивающийся внутри субстрата или питательной среды, — погруженный, или субстратный; развивающийся на поверхности субстрата, — надсубстратный, или поверхностный.

К о л о н и я — это дифференцированный в определенной степени мицелий, характеризующийся вершущечным ростом главной гифы и ее многочисленных ответвлений из материнской клетки (споры).

В колонии различают характер ветвления гиф, скорость их роста, размеры клеток, ориентацию к главной гифе, разделение на воздушные и субстратные гифы, степень ветвления и соотношение между числом ветвления первого, второго, третьего и т.д. порядков, их размерами (диаметром и длиной колонии).

Выделяют следующие фазы роста колонии: 1 — начальная — от прорастания споры до образования гладкого ровного края радиально распространяющихся гиф, начало ветвления наступает обычно во время экспоненциального роста гифы; 2 — линейного роста — характеризуется постоянной скоростью

роста; 3 — старения колонии — в этой стадии наблюдается уменьшение скорости роста, в клетках образуются вакуоли, различные включения, пигментация, дополнительные перегородки, утолщается оболочка клеток гиф.

Из элементов морфологии колонии различают край, характер поверхности (гладкие, мозговидно-сморщенные, радиальные, складчатые) и обратной стороны (reversum), цвет мицелия, среды и органов спороношения, их расположение в колонии.

У многих грибов наблюдается образование ложной ткани, из которой состоят плодовые тела, склероции, тяжи; она образуется путем более или менее плотного сплетения гиф. У грибов известны также видоизменения мицелия как хламидоспоры, склероции, микросклероции, мицелиальные тяжи, ризоморфы, кольца и др.

Мицелиальные тяжи — линейно агрегированные гифы (от нескольких гиф до тяжей диаметром в несколько мм), образованные из вегетативного мицелия, обеспечивают распространенность гриба в субстрате, передвижение по гифам питательных веществ к месту образования органов спороношения. Более сложные тяжи, развивающиеся из концов гиф (до нескольких сот), называются ризоморфами.

Х л а м и д о с п о р ы образуются как фрагменты гиф, представляют собой клетки с диаметром, большим, чем диаметр гифы, и с утолщенной оболочкой, причем последняя часто бывает многослойной, иногда двойной, гладкой, шиповатой или мелкобугорчатой. Цитоплазма их содержит жировые включения. Различают следующие типы хламидоспор: мицелиальные, терминальные (верхушечные), интеркалярные (промежуточные), цепочечные, клубочные, конидиальные (рис. 2, д). Характерное отличие хламидоспор от остальных клеток мицелия — их многоядерность.

Склероции представляют собой агрегацию септированных гиф грибов в виде особых тел сферической или неправильной формы. Наружный слой их часто пигментирован, а внутренний состоит из рыхлой, обычно неокрашенной ткани. Размеры склероциев колеблются у разных видов от нескольких миллиметров до нескольких десятков сантиметров. Зрелые склероции содержат значительное количество запасных питательных веществ — липидов, гликогена.

Описаны два способа образования склероциев: 1) терминальный (концевой, верхушечный), 2) интеркалярный (промежуточный, тяжистый) (рис. 2, б).

Морфология репродуктивных органов грибов — один из характерных диагностических признаков. Споры грибов являются органом размножения, реже — сохранения вида. Споры грибов бывают подвижными и неподвижными, последние образуются в основном в воздушной среде и характерны для представителей настоящих грибов. Споры образуются эндогенно, внутри особых споровместилищ или экзогенно на специализированных ответвлениях гиф — спороносцах (конидиеносцах). У грибов известны три способа

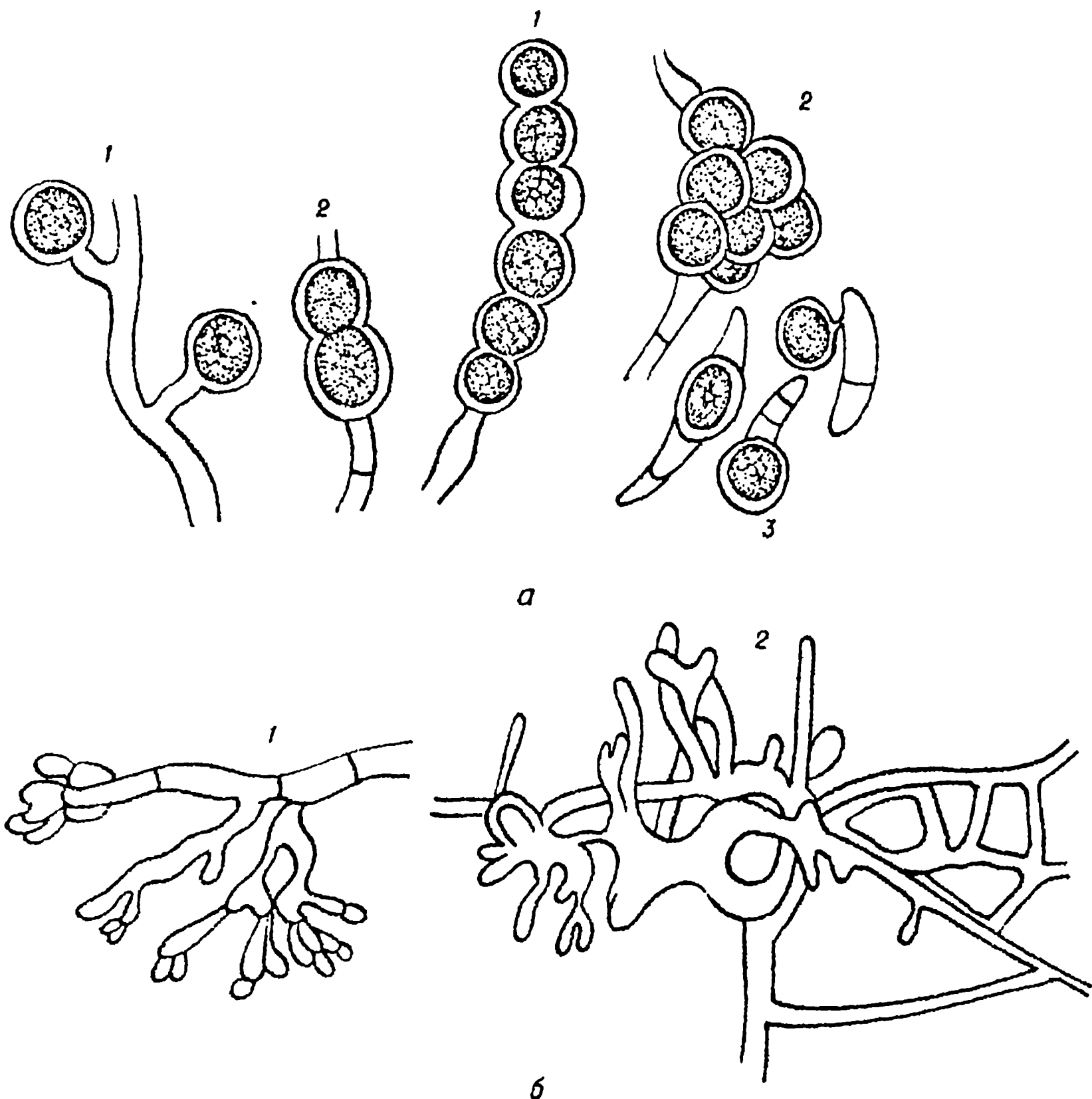


Рис. 2. Типы хламидоспор (а) и склеротиев (б):

1 — акропетальный (верхушечный), 2 — интеркалярный (промежуточный), 3 — конидиальный

размножения: вегетативное — клеткой гифы мицелия, почкованием гиф, хламидоспорами, склеротиями, мицелиальными тяжами, ризоморфами.

Для представителей класса зигомицетов (*Zygomycetes*) характерно наличие полового и бесполого размножения. Бесполое осуществляется с помощью спорангиоспор, образуемых в спорангиях, морфология которых, как и самих спор, характерна для отдельных видов. Спорангии возникают на спорангиеносцах, представляющих отделенную перегородкой от мицелия несущую гифу. Спорангиоспоры образуются внутри спорангия в результате деления его протоплазмы на одноядерные сегменты, которые покрываются оболочкой и освобождаются в результате разрушения оболочки спорангия. У большинства видов внутри спорангиев имеется колонка различных размеров и формы, представляющая впячивание в спорангий перегородки (рис.3).

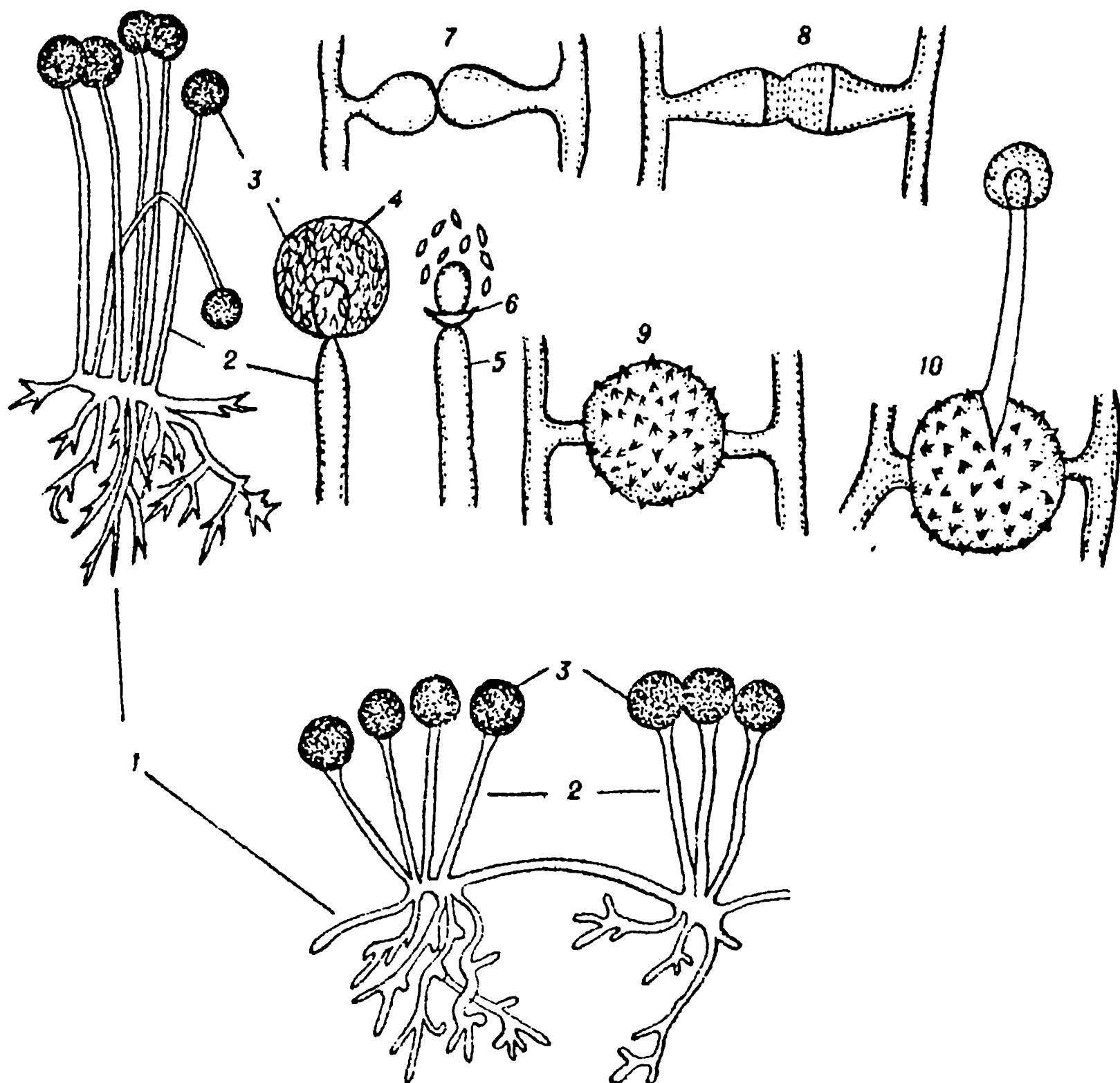


Рис. 3. Органы бесполого и полового размножения у зигомицетов:

1 — мицелий и ризонды, 2 — спорангиеносцы, 3 — спорангии, 4 — спорангиоспоры, 5 — колонки; 6 — воротничок, 7 — начальная стадия зигогамии; 8 — зигогамия, 9 — зигота с подвесками, 10 — прорастание зиготы

Споры полового размножения у зигомицетов образуются в результате полового процесса (зигогамии), характеризующегося слиянием двух недифференцированных клеток и последующим образованием зигоспоры. Последние имеют утолщенную оболочку, пигментированы (коричневого или темно-коричневого цвета) и чаще выполняют функцию сохранения вида, хотя у некоторых видов обильно образуются и служат для размножения (рис. 3).

Представители сумчатых грибов (Ascomycetes) характеризуются наличием сумок и сумкоспор — органов полового размножения, образующихся в специальныхместилищах, плодовых телах. Сумка представляет собой специализированную клетку, формирующуюся в результате полового процесса, она является репродуктивным органом этого класса грибов, в ней образуются сумкоспоры. Одновременно с образованием сумок происходит их опле-

тение гаплоидным мицелием гриба, формирует плодовое тело. Известны следующие типы плодовых тел: клейстотеции — замкнутые плодовые тела, в которых без особого порядка расположены сумки, обычно шаровидные и без парафиз, часто снабжены характерными отростками, морфология их имеет диагностическое значение; перитеции — замкнутые плодовые тела шаровидной или грушевидной формы с отверстием на вершине, овальные или булавовидные сумки, обычно собраны в пучок, расположены на всей поверхности перитеция или у основания; апотеции — открытые плодовые тела блюдце- или бокаловидной формы, на их верхней поверхности находится слой, состоящий из цилиндрических или булавовидных сумок с сумкоспорами и парафиз (рис. 4). В цикле развития сумчатых грибов чередуются гаплоидная или диплоидная фазы: диплоидная — аскогенные гифы и сумки, остальная фаза — гаплоидная.

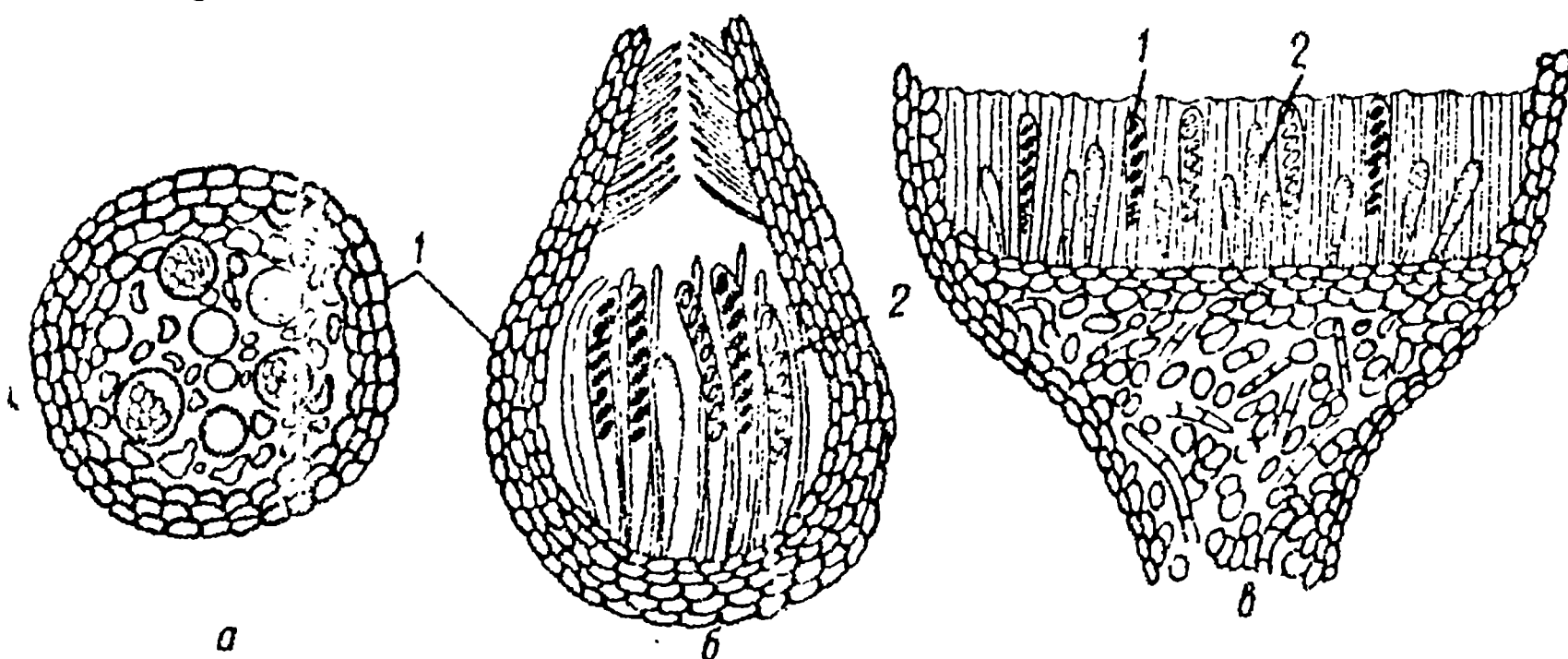


Рис. 4. Типы плодовых тел аскомицетов:

а — клейстотеций, б — перитеций, в — апотеций; 1 — сумки, 2 — парафизы

Морфология и тип плодовых тел, сумок, их окраска, характер клеточной оболочки (наличие шипов, бородавок, шероховатостей), морфология сумкоспор, наличие перегородок в спорах, придатков (ресничек), отростков в плодовых телах, их форма, характер расположения и др. являются характерными признаками для отдельных видов класса сумчатых грибов и используются как диагностические.

Отдельные виды сумчатых грибов в цикле развития имеют бесполое размножение конидиями, обычно относящимися к видам класса дейтеромицетов. Многие представители класса *Deuteromycetes* утратили сумчатое спороношение в цикле развития (или оно не обнаружено), у них морфология органов бесполого спороношения используется для идентификации видов.

Репродуктивным органом класса *Deuteromycetes* являются экзогенного происхождения споры, называемые конидиями, которые образуются на более или менее дифференцированных ответвлениях мицелия — конидиеносцах, одиночных, реже собранных в пучки или особые вместилища. Строение,

способ образования, морфология конидий и конидиеносцев имеют диагностическое значение. Из признаков морфологии конидиеносцев учитывают степень их дифференциации (отличия) от мицелия, характер ветвления, размеры, окраску, характер оболочки (гладкая, шиповатая, бородавчатая и др.), наличие, форму, размеры верхней клетки, расположение, тип и морфологию конидиогенных структур (фиалид и др.). К признакам морфологии конидий относятся способ их образования, расположения на конидиеносцах, форма, наличие придатков, характер и число перегородок, размер, окраска и др.

К о н и д и е н о с ц ы — обособленные ответвления гиф, на которых образуются конидии. Конидиеносцы бывают простые, когда конидии образуются на верхушке конидиеносца или его ответвлений, и сложные, характеризующиеся многообразной системой ветвления или наличием на верхушке вздутый, на которых образуются обильно конидиогенные клетки. Ветвление конидиеносцев бывает также моноконидиальное, когда боковые ветвления отходят от главной оси, симподиальное, когда прекращается рост центральной оси, боковая веточка растет и может вновь давать ветвление, прекращая рост, т.е. наблюдаются ответвления 1-го, 2-го и т.д. порядков. При дихотомическом ветвлении у конидиеносца в почке роста (верхушке) образуется несколько последовательных вилкообразных ответвлений. Сложные конидиеносцы различаются типом ветвления или наличием вздутия на верхушке, на поверхности которого образуются конидиогенные клетки и конидии (рис. 5, 6).

Кроме того, конидиеносцы могут образовываться на строматическом ложе, называемом спородохиом, представляющим сплетение гиф, из которых плотным слоем образуются обычно короткие, простые или разветвленные конидиеносцы. Пионнотами называются образования сплошного слоя спороходиев на поверхности мицелия (сливающиеся спородохии). У отдельных видов дейтеромицетов конидиеносцы вертикально расположены или срастаются в пучки, коремии, конидии образуются на верхушках конидиеносцев или их боковых ответвлений, иногда скопляясь в виде головки. Наконец, у некоторых видов конидиеносцы образуются в так называемых плодовых телах, пикнидах, представляющих определенной формы сплетение гиф с оболочкой прозо-, реже — глектенхиматического строения, называемой перидием. Внутри пикниды конидиеносцы отходят радиально от перидия или расположены у ее основания. В верхней части пикниды расположено отверстие, называемое устьицем, через которое при созревании выходят наружу конидии (см. рис. 6).

При наличии сумчатой стадии виды дейтеромицетов описываются по ней, при отсутствии — по конидиальной. Классификация грибов класса дейтеромицетов формальная, строится на основе морфологии конидиеобразующих структур, способа их образования, на характерных культуральных признаках. В настоящее время, несмотря на многие несовершенства ее, большинством микологов за основу принимается система класса, предложенная Сак-

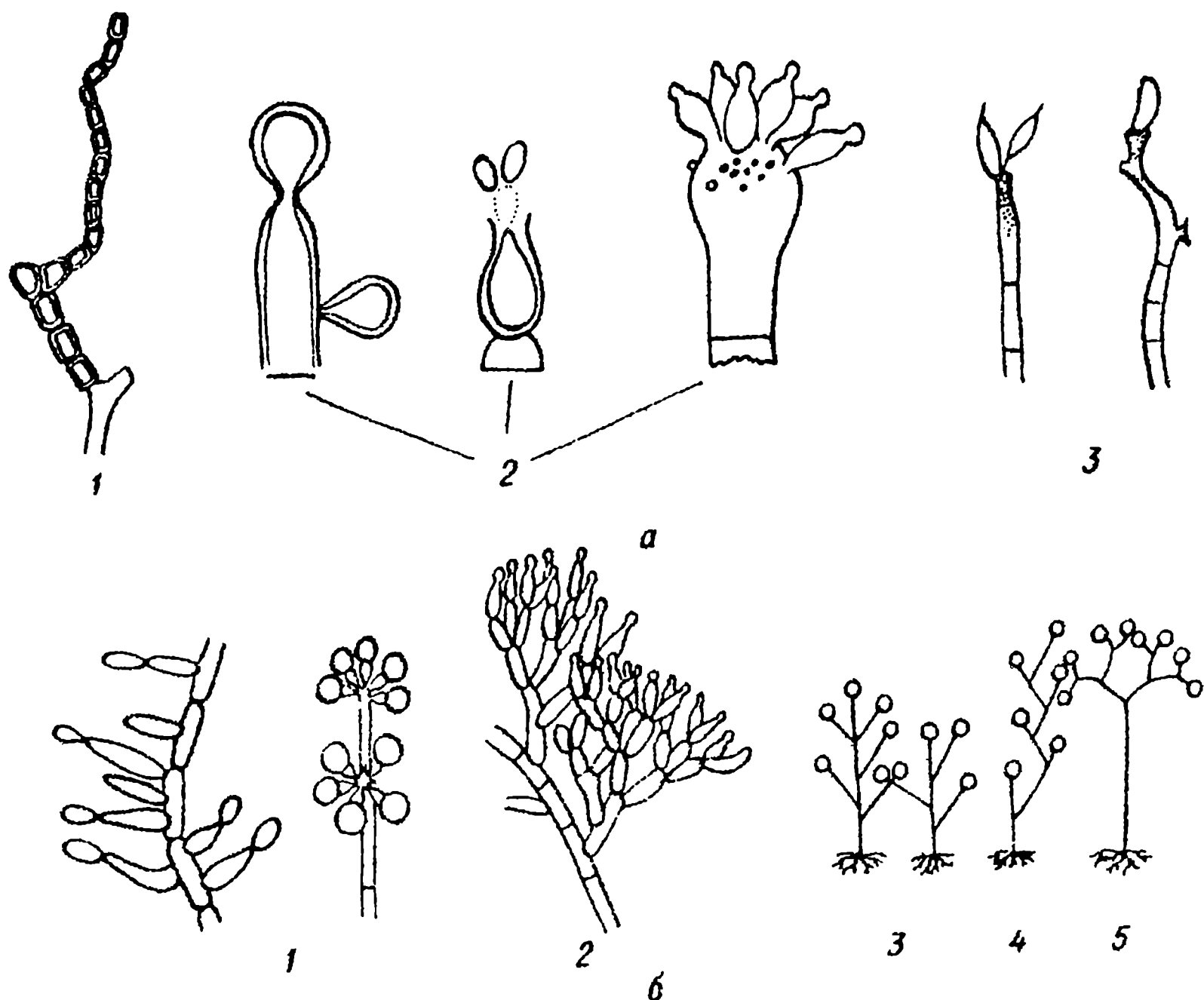


Рис. 5. Конидиеносные клетки (а) и типы образования конидиеносцев (б):
а: 1 — таллические, 2 — бластические, 3 — фиалидные; б: 1 — простой, 2 — разветвленный, 3 — моноподиальный, 4 — симподиальный, 5 — дихотомический

кардо (1880). Согласно ей грибы класса дейтеромицетов делятся на порядки: *Hymenomycetales* (гифомицетальные), характерным признаком которого является образование конидий на конидиеносцах одиночных, в коремии или спородохиях; *Melanconiales* (меланконияльные) конидиеносцы образуются в ложах из сплетения гиф; *Sphaeropsidales* (сферопсидиальные) — конидиеносцы образуются в пикнидах.

Способ образования конидий, их форма, размеры, наличие перегородок используют как признаки при идентификации видов. У гифомицетальных представителей класса дейтеромицетов установлено (Hughes, 1953; Tubaki, 1963) несколько способов конидиогенеза. Главные из них таллический, когда конидии (артроспоры, алейроспоры) образуются из клеток гиф мицелия путем их сегментации, фрагментации, и бластический, когда конидии возникают из конидиеносной клетки конидиеносца, в образовании новой конидии участвует часть конидиогенной клетки. В зависимости от последнего и участия слоев оболочки конидиогенной клетки установлено несколько способов бластического образования конидий — бластоспоры, пороспоры, радулоспоры, фиалоспоры. Последние возникают из фиалид, представляющих верхушечную конидиогенную клетку, обычно бутылковидной формы, на вершине

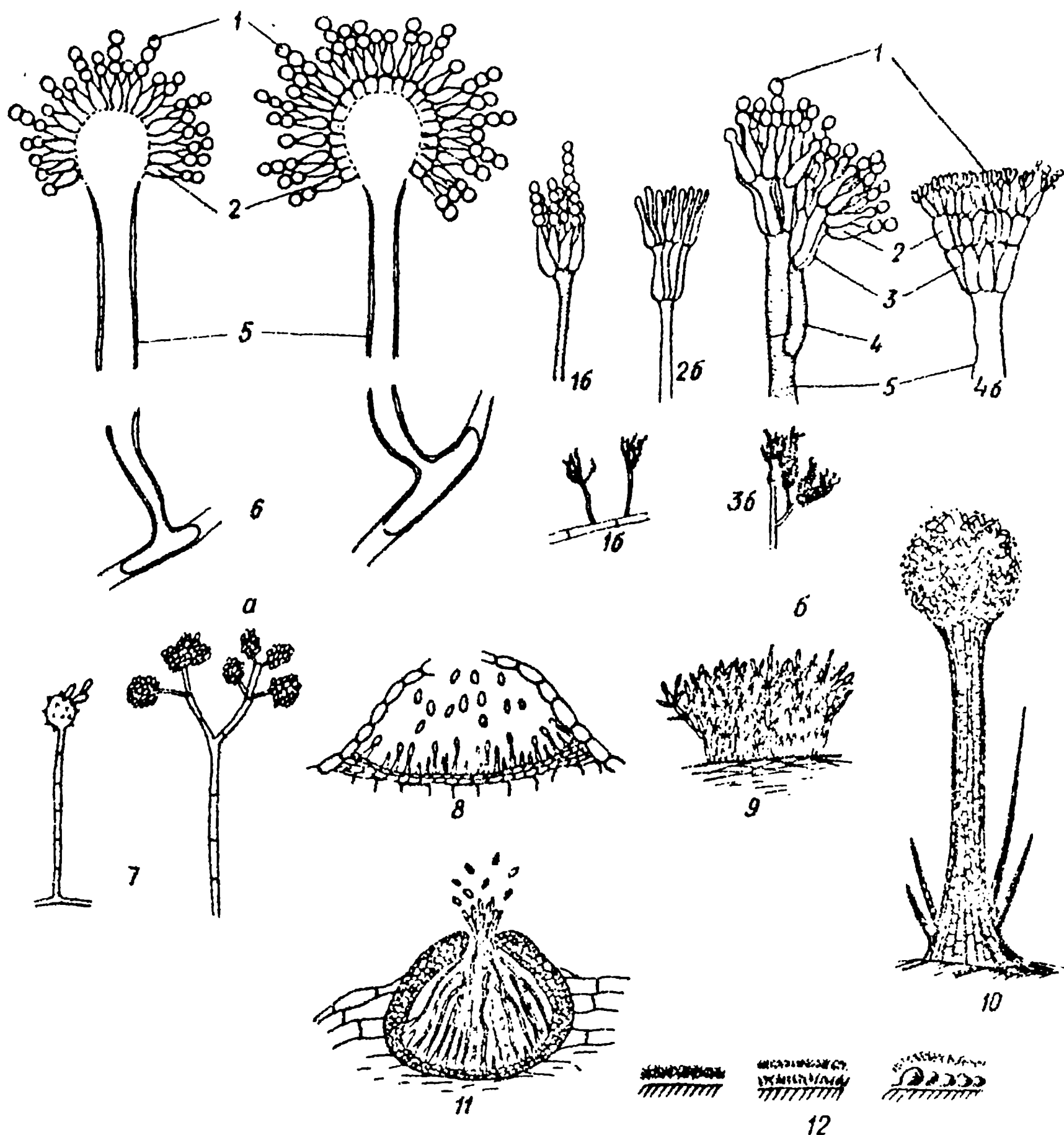


Рис. 6. Строение конидиеносцев:

1 — конидии, 2 — фиалиды, 3 — метули, 4 — веточки, 5 — конидиеносец, 6 — опорная клетка, 7 — одиночные конидиеносцы, 8 — спороложе, 9 — спородохий, 10 — коремий, 11 — пиксида, 12 — пионноты; а — тип строения аспергилла, б — тип строения пеницилла: 15 — одномутовчатый моновертицильный, 25 — двумутовчатый бивертицильный, 35 — многомутовчатый асимметричный, 45 — поливертицильный

которой образуются конидии одиночные, в цепочках, головках. При образовании новой фиалоконидии клеточная оболочка формируется независимо, вне связи с оболочкой или ее отдельными слоями в фиалиде (рис. 7).

Конидии образуются одиночно и в цепочках. При бластическом способе образования конидий в цепочках обычно они образуются в акропетальной последовательности, когда более старая конидия располагается непосредственно у вершины конидиогенной клетки (например, у видов *Alternaria*), или

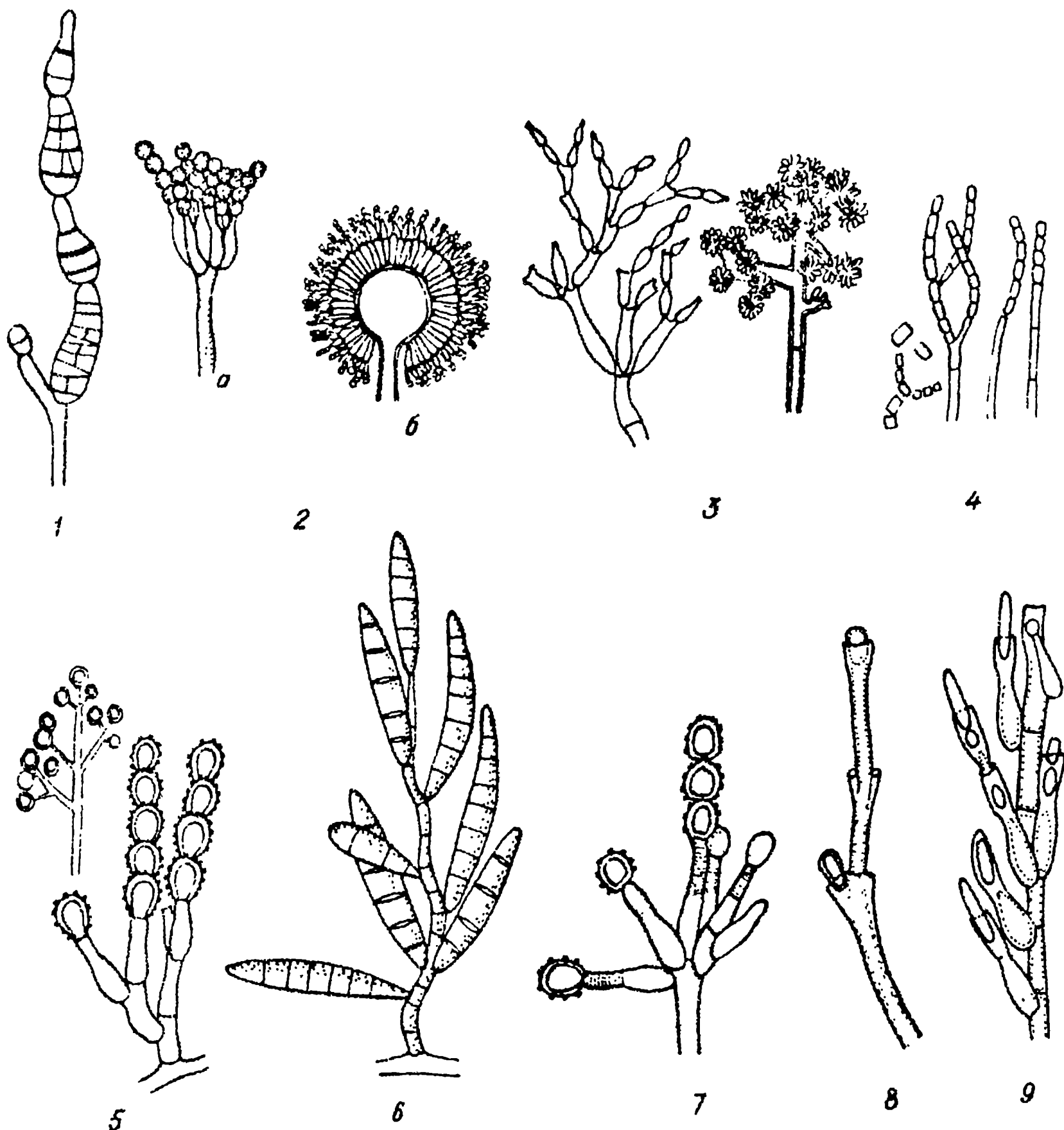


Рис. 7. Типы образования конидий (Hughes, 1953; Tubaki, 1963):

1 — акропетальный, 2 — базипетальный (а — тип образования у пеницилла, б — у аспергилла), 3 — бластоспоры, 4 — артроспоры, 5 — алевроспоры, 6 — пороспоры, 7 — аннеллоспоры, 8--9 — фиалоспоры

в базипетальной, когда более старые конидии находятся у вершины цепочки (см. рис. 7).

Характерным репродуктивным органом грибов класса Basidiomycetes являются базидиоспоры, которые экзогенно образуются на базидиях. Большинство представителей этого класса имеют дифференцированные плодовые тела — шляпки, гимениальный слой, на котором образуются базидии и базидиоспоры (рис. 8). Некоторые представители базидиомицетов отличаются большим разнообразием типов морфологии, размерами, окраской и способами плодоношения, на основе которых их идентифицируют.

Видовую принадлежность термофильных грибов, особенно культур, пред-

назначенных для хранения в коллекции или использовании в технологиях, определяют в моноспоровых (моноклеточных) культурах; идентификацию производят с использованием определителей для отдельных классов, семейств, родов грибов с учетом особенностей их культивирования на специальных диагностических средах.

Наличие облигатных и факультативных термофильных грибов в различных экологических нишах обуславливает необходимость их изучения при заселении разнообразных твердых органических субстратов (почвы, растительных субстратов, промышленного сырья и отходов и др.) в водной среде и воздухе. Основные методы изучения термофильных грибов, как и других организмов, включают отбор образцов, их микологический анализ, выделение чистых культур, культивирование, а в нашем случае с целью идентификации хранение выделенных культур. Многие из перечисленных методов описаны в общих и специальных руководствах по экспериментальной микологии и отдельных публикациях.

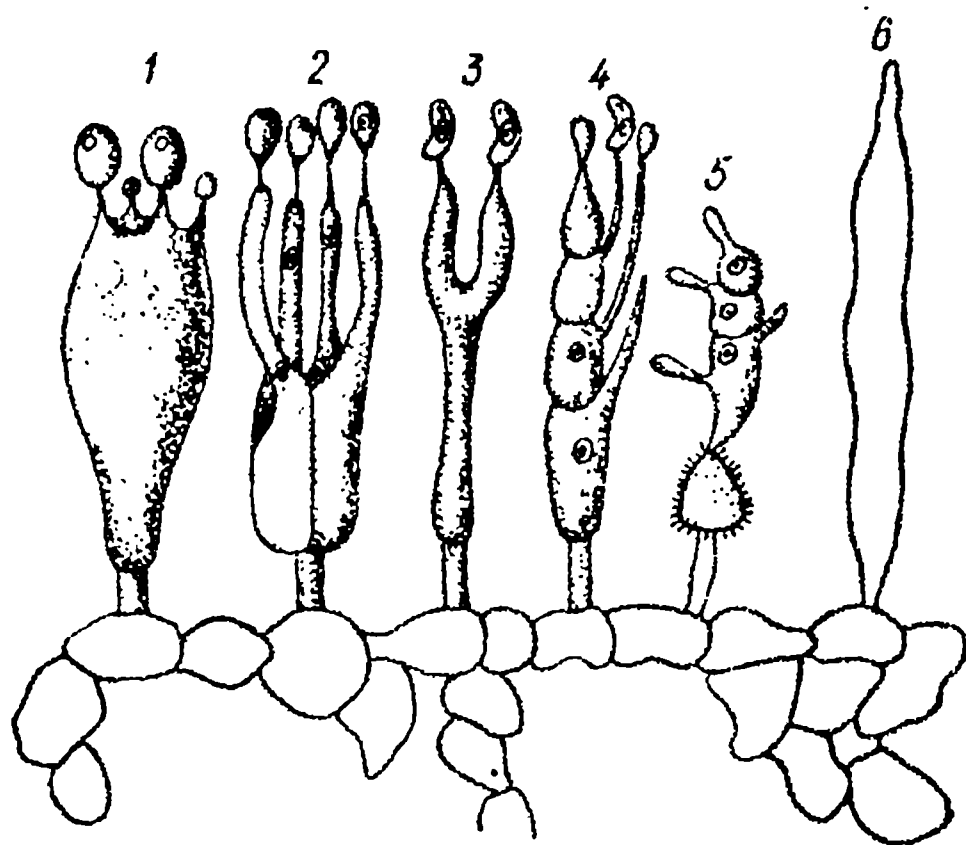


Рис. 8. Типы базидий:
1 — холобазидия, 2—4 — гетеробазидии, 5 —
фрагмобазидия (склеробазидия), 6 — цистида

ОСНОВНЫЕ МЕТОДЫ ИЗУЧЕНИЯ ТЕРМОФИЛЬНЫХ ГРИБОВ

О т б о р о б р а з ц о в. Наличие термофильных грибов изучают в специфических термальных их местообитаниях, где они обычно являются доминирующим элементом, и в обычных, не связанных с постоянной повышенной температурой среды или субстрата, где термофильные виды могут существовать в персистентном состоянии. Во всех случаях отбор образцов для микологического анализа зависит от цели исследования. Необходимо, чтобы образец был типичным и представлял среднюю пробу анализируемого субстрата (почвы, растительных и животных тканей, воды, воздуха). Средний образец исследуемого материала помещают в стерильный бумажный пакет (пенал или другой вид упаковки), этикетируют и используют для проведения микологического анализа. Устанавливать наличие термофильных грибов на твердых органических субстратах первоначально можно визуально по степени их зарастания мицелием гриба.

М и к о л о г и ч е с к и й а н а л и з. Проводят путем микроскопирования мицелия и спороношения грибов, обнаруживаемых при визуальном осмотре образцов, и применения специальных методов. В первом случае препа-

раты для микроскопии готовятся соскабливанием препаровальной иглой или ланцетом грибного налета, дерновинок или спороношения гриба в каплю воды или фиксатора на предметное стекло для последующего микроскопирования. По обнаруженным в препаратах спорах спороносных структур можно иметь представление о таксономическом положении в ранге вида.

Определение степени поражения термофильными грибами растительных субстратов может производиться путем смыва спор грибов с исследуемого субстрата и последующего микроскопирования, путем подсчета числа колоний (или спороносных структур) на единицу поверхности субстрата и установления его обсемененности и пораженности. В первом случае образцы растительных субстратов измельчают до 0,5–1,0 см, определенную навеску (1,0–5,0 г) погружают в колбочку и заливают точным объемом воды до покрытия всего субстрата, выдерживают в течение 20–30 мин, затем стерильной пипеткой отбирают каплю для микроскопии. При незначительном числе спор во взвеси производят центрифугирование ее и последующий микологический анализ осадка.

Метод накопления. Позволяет определить степень и характер заселения термофильными грибами различных типов растительных субстратов. Он заключается в следующем: исследуемый субстрат укладывают на поверхности слегка увлажненной (в случае исследования сухого субстрата) фильтровальной бумаги в чашке Петри и инкубируют в термостате. Доминирующие виды грибов на субстрате обычно разрастаются и часто дают спороношение через 1–2 дня. Субстраты в чашках Петри микроспорируют с помощью бинокулярной лупы или микроскопа (х 24), под лупой также производят пересев микологическим крючком кусочков мицелия или образовавшихся спор на поверхность сушеного агара (рН 4,0–5,0), скошенного в пробирках, и соскоб кусочков гриба на предметное стекло для просмотра препаратов в микроскопе при большем увеличении. Наблюдения за ростом и спорообразованием грибов на субстрате при этом методе проводят в течение 5–7 дней с ежедневным микроскопированием. При этом определяют по возможности по морфологии спор видовую принадлежность грибов, находящихся в капле, делают подсчет их в счетной камере и последующий перерасчет на единицу массы субстрата. Аналогичным путем определяют заспоренность субстрата в пересчете на единицу поверхности, но в этом случае в колбочку погружают субстрат определенной поверхности. Степень пораженности субстрата определяют путем культивирования после поверхностной стерилизации его стрезков на поверхности слегка увлажненной фильтровальной бумаги или пленки целлофана в чашках Петри. При просмотре устанавливают степень прорастания мицелия, число появившихся на поверхности субстрата колоний (мицелиальных пленок) или интенсивность роста мицелия при диффузном поражении субстрата. Производят отсев мицелия на питательные среды при первоначальном просмотре образцов или спороношений (если они образуются) при последующем просмотре.

Термофильные грибы выделяют из почвы *методом прямого посева* образцов почвы на поверхность питательной среды или *методом разведения*

почвы и последующего посева почвенной суспензии на питательные среды. При первом методе небольшие частицы почвы (0,005—0,015 г) отбирают стерильным ланцетом из средней пробы и смешивают с небольшим объемом воды (0,5—1 мл) на дне стерильной чашки Петри. Затем добавляют 8—10 мл расплавленного в пробирке стерильного сусло-агара, охлажденного примерно до 40—45 °С, по возможности равномерно распределяют частицы почвы в капле по всей поверхности и инкубируют посев в термостате. Наблюдения за ростом грибов и их посевом на питательные среды в пробирки проводят, начиная со вторых суток инкубации при этом методе. Нередко наблюдаются загрязнения банальной флорой из воздуха или зарастание быстрорастущими видами (*Aspergillus fumigatus*, *Mucor* spp. и др.).

Метод серийных разведений заключается в следующем: навеску исследуемого образца почвы помещают в колбу с определенным объемом стерильной воды (обычно навеска почвы 10 г, объем воды 90 мл, что дает исходное разведение 1/10), тщательно встряхивают. Путем переноса взвеси в соответствующие объемы воды получают серию разведений (1/100, 1/1000 и т.д.). Обычно из разведения 10^3 — 10^4 производят посев в расплавленный и охлажденный сусло-агар, тщательно перемешивают и выливают в стерильную чашку Петри, инкубируют в термостате и учитывают выросшие колонии грибов, пересевают в пробирку со скошенным сусло-агаром. Подсчитывают общее число колоний грибов и по мере их роста и появления спороношения число колоний отдельных видов термофильных грибов. Общее число колоний грибов рассчитывают на 1 г почвы и определяют по формуле $A = abv/2$, где A — общее число колоний на 1 г почвы; a — среднее число колоний в чашках Петри; b — разведение, из которого сделан посев; v — масса сухой почвы. Плотность популяции вида в почве определяют по количеству колоний данного вида в образце, а также выражают в процентах по отношению к общему числу колоний грибов в образце. При анализе разных образцов почвы частоту встречаемости отдельных видов определяют по числу образцов, в которых обнаружен вид, и выражают в процентах. Эти данные расширяют представления о распространении термофильных грибов на различных субстратах.

Ниже приведено описание некоторых методов, используемых рядом авторов при выделении и культивировании термофильных грибов.

Е. V. Crisan (1959) рекомендует инкубацию субстратов проводить при температуре выше 40 °С, что способствует выделению термофильных микроорганизмов и освобождению от мезофильных форм. Этот автор использовал четыре метода выделения грибов из естественных субстратов: 1) разведение почвенной суспензии; 2) накладывание комочков почвы на поверхность среды (метод Ваксмана); 3) смешивание почвы с расплавленным агаром в чашках Петри — почвенные пластинки Уоркапа; 4) прямое выделение после инкубации субстрата при определенной температуре.

Е. Crisan (1964) испытал 8 различных сред: Мартина, Литтмана, Чапека, расплавленный агар с 0,3 % дрожжевого экстракта, картофельно-декстрозный агар, почвенно-экстрактовый агар, сенной и навозный агары. Лучшей средой для изучения термофильных грибов оказалась среда Литтмана.

М. Bunce (1961) инкубировал сено с влажностью 42 % в закрытых банках при 40 °С. Из этого сена грибы изолировали на сенной агар (20 г сена настаивали в течение ночи в 1 л воды, фильтровали и добавляли 2 % агара) при 40 °С. Выделенный автором термофильный гриб *Humicola stellata* хорошо растет и спороносит на сенном агаре и других средах, включающих пептон и мясной экстракт. На средах, содержащих только соли и сахар, растет слабо, образуя светлые колонии, редко спороносящие, с бесцветными хламидоспорами в гифах. Оптимум его роста 40 °С, очень слабо растет при 24 °С и выживает, вероятно, при температуре выше 50°. Рост гриба усиливается с понижением pH среды. При исследовании роста его на фильтровальной бумаге в жидких средах установлено, что гриб не целлюлолитический.

А. Ariniš (1963) изучил температурные границы роста 22 видов грибов, выделенных при 37 и 48 °С. Грибы выращивали на картофельно-декстрозном, почвенно-декстрозном, почвенно-экстрактном агаре и агаризованной среде Чапека при 1–2, 18, 28, 37,5, 47–48 и 57–58 °С. После инкубации при 1–2 °С в течение 5 дней засеянные чашки переносили в термостат с температурой 37,5 °С.

Ј. Kavanach и соавт. (1963) при выделении теплолюбивых почвенных грибов суспензию почвы в стерильной воде обрабатывали 30 мин при 80 °С до высева в чашки. Этот метод предварительного нагревания способствовал выделению в большом количестве *A. fischeri* и *A. malignus* — грибов, часто встречающихся в консервированной землянике.

Р. Gregory и соавт. (1963) при изоляции грибов из греющегося сена исследовали сенную пыль и 10 г измельченного до 2–3 см длины сена, настоянного на стерильной воде 10 мин. Для выделения грибов использовали солодово-экстрактный агар, содержащий 20 ЕД пенициллина и 40 ЕД стрептомицина в 1 мл среды. Грибы инкубировали при 25 и 40 °С.

Н. Eggins и D. Coursey (1964) при выделении термофильных грибов из куч греющихся пальмовых зерен пользовались масляно-пептонным агаром с инкубацией чашек при 50 °С.

Р. Craveri и соавт. (1964), изучая термофильные грибы различно обработанных почв Северной Италии, пользовались следующими средами: сусло-агар, картофельный агар, соево-мальтозный агар. Почвенной взвесью засевали чашки с этими средами и инкубировали при 50 °С 4–6 дней, затем изолировали колонии путем стерильного пересева их на те же среды.

С. Fergus (1964) для изоляции грибов из компоста использовал пептонно-глюкозную среду (в г): пептона — 5, глюкозы — 10, KH_2PO_4 — 0,5, $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ — 0,5, $\text{FeSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ — 0,05, CaCO_3 — 1, агара — 15 на 1 л воды, pH 6,8. Применяли и другие среды из зерновой муки, картофельно-декстрозного агара с добавлением ауреомицина 800 мг/л после автоклавирования. Для сравнительных целей использовали и другие среды: автоклавированный компост, среду Куни и Эмерсона. Однако для изоляции грибов лучшей средой был пептонно-глюкозный агар, для споруляции грибов и идентификации — автоклавированный компост. Для первичной изоляции автором была

использована температура 45 °С, при которой рост и споруляция наиболее обильные. Кроме того, эта температура достаточно высокая, чтобы подавлять большинство бактерий и грибов, которые могли вырасти случайно, не отражая картины микрофлоры компоста при высоких температурах (50–62 °С).

D.Cooney и R.Emerson (1964) считают, что для успешного выделения термофильных грибов из естественных субстратов температура изоляции их должна быть не ниже 45 или 50 °С. При этом рост мезофильных и термотолерантных форм подавлен, что способствует обогащению субстратов термофильными грибами. Даже температура 37 или 40 °С, по их мнению, не достаточно высока, чтобы подавлять развитие мезофильных форм грибов. Кроме среды Литтмана, авторы использовали ряд других сред, лучшими из которых были крахмально-дрожжевой агар (YpSS), глюкозно-дрожжевой (УД), овсяно-мучной агар (ОА) и агар Чапека (СЗ). Ниже приводится состав применяемых авторами сред.

Среда Литтмана (в г): глюкоза — 10, пептон — 10, оксагель — 15, кристалл-виолет — 0,01, агар — 20, вода — 1000 мл, стрептомицин до окончательной концентрации 30 ед/мл, рН 7,0.

YpSS (в г): порошкообразный дрожжевой экстракт — 4, KH_2PO_4 — 1, $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ — 0,5, растворимый крахмал — 15, агар — 20, вода (3/4 водопроводной, 1/4 дистиллированной) — 1000 мл.

УД (в г): дрожжевой экстракт — 5, глюкоза — 10, агар — 20, водопроводная вода — 1000 мл.

ОА по Эмерсону (в г): овсяная мука — 50, агар — 20, водопроводная вода — 1000 мл.

СЗ (в г): NaNO_3 — 3, KH_2PO_4 — 1, $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ — 0,5, KCl — 0,5, $\text{FeSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ — 0,01, сахароза — 30, агар — 20, водопроводная вода — 1000 мл.

Крахмально-дрожжевой агар с добавлением 30 ЕД стрептомицина предложен в качестве стандартной среды при выделении термофильных микроскопических грибов.

Как видно, при изоляции термофильных грибов используются среды, богатые разнообразными питательными веществами. Часто они приготовлены из экстрактов тех субстратов, термофильная микрофлора которых изучалась. Это — сенной, навозный, почвенно-экстрактный агары, автоклавированный компост. Многие авторы для этих целей применяли пептонно-глюкозный агар и сусло-агар.

При изоляции термофильных грибов кроме подбора необходимой среды и нужной температуры важным моментом является поддержание постоянной влажности. Для этого в термостат ставят сосуды с дистиллированной водой, испарение которой уменьшает испарение влаги из среды, или чашки помещают в закрытые контейнеры с водой. Культивирование термофильных грибов с целью изучения их роста и отношения к различным температурам проводят на средах, применяемых при изоляции грибов, или на других.

СПЕЦИАЛЬНАЯ ЧАСТЬ

Ключ для определения классов грибов

1. Мицелий разветвленный, гифы с нечастыми поперечными перегородками или без них. Бесполое размножение осуществляется с помощью спорангиоспор, образующихся в спорангиях, или конидий, являющихся редуцированными спорангиями. Половое размножение происходит посредством зигоспор Zygomycetes (зигомицеты)
Мицелий хорошо развит, разветвленный, с поперечными перегородками. Спорангии и зигоспоры отсутствуют. Размножение происходит с помощью сумкоспор, базидиоспор или конидий 2
2. Грибы имеют спороношение в виде сумок и сумкоспор, расположенных внутри плодовых тел, на их поверхности или просто на гифах, и тогда плодовые тела отсутствуют Ascomycetes (аскомицеты)
— Грибы имеют спороношение в виде базидий и базидиоспор, которые расположены на поверхности или внутри плодовых тел разнообразного строения или непосредственно на мицелии, у части представителей на прорастающих хламидоспорах или внутри них Basidiomycetes (базидиомицеты)
— Грибы имеют бесполое спороношение с образованием конидий, иногда конидии не образуются, а развиваются склероции, шнуры (бесплодные грибницы)
. Deuteromycetes (дейтеромицеты), или Fungi imperfecti (несовершенные грибы).

КЛАСС ZYGOMYCETES (ЗИГОМИЦЕТЫ)

Мицелий хорошо развит, поверхностный или погруженный в субстрат, гифы разветвленные с нечастыми поперечными перегородками или без них. у отдельных родов с нитевидными выростами — ризоидами.

Бесполое размножение осуществляется с помощью спорангиоспор, образующихся в спорангиях и конидий, расположенных на дифференцированных ответвлениях гиф — спорангие- или конидиеносцах простых или разветвленных.

Половое размножение зигогамное с копуляцией отростков гиф (зигофоров), выполняющих половую функцию, и образованием зигоспор.

ПОРЯДОК MUCORALES (МУКОРАЛЬНЫЕ)

Гифы вегетативного мицелия разветвленные, не окрашенные, или светло-серые, часто с корешковидными образованиями — ризоидами, со столонами — дугообразно изогнутыми гифами воздушного мицелия у некоторых представителей.

Бесполое размножение — эндогенное с образованием спорангиоспор в спорангиях. Спорангии шаровидной, реже грушевидной формы с колонкой

или без нее, иногда с апофизой, представляющей расширенный спорангионос у основания спорангия, с растворяющейся или разрывающейся оболочкой, реже — отпадающие, многоспоровые или иногда мелкие — спорангиолы без колонки, с небольшим количеством спор. У некоторых представителей спорангии (мероспорангии) одно- или малоспоровые, образующие цепочки спор путем расчленения по поперечным перегородкам. Экзогенное бесполое спороношение — с помощью конидий, одиночных или в акропетальных цепочках, образующихся на вздутых конидионосцах, либо спороклядиев по типу артроспор или бластоспор. Спороносцы хорошо развиты, простые или разветвленные. Споры — спорангиоспоры, мероспорангиоспоры, конидии одноклеточные. Половое размножение — зигогамия, с копуляцией отростков веточек одного мицелия (гомоталлические формы) или разных мицелиев (гетероталлические формы) и образованием зигоспор. Зигоспоры шаровидные, голые или окружены сплетением гиф, с выступами бородавчатыми, звездчатыми, темно окрашенные.

Семейство Mucogaseae (мукоровые)

Спорангии с колонкой, шаровидные, реже грушевидные, с оболочкой не кутинизированной или слабо кутинизированной, полностью или частично расплывающейся в воде; спорангионосцы чаще разветвленные, спорангиоспоры шаровидные, яйцевидные, эллиптические или неправильной формы.

Ключ для определения родов

1. Спорангии с апофизой, грушевидные Absidia (абсидия)
— Спорангии шаровидные или полушаровидные 2
2. Столоны и ризоиды хорошо выражены, спорангионосцы простые, спорангии с апофизой Rhizopus (ризопус)
— Спорангионосцы разветвленные, спорангии без апофизы Rhizomucor (ризомукор)

Род Absidia van Tiegh. (абсидия)

Ann. Sci. Nat. Bot., ser. 6, 1876, 4: 350.

Столоны дуговидно изогнутые, с ризоидами в узлах и единичными или расположенными пучками (по 2—5) спорангионосцами. Спорангии с учетом апофизы грушевидные, с растворяющейся оболочкой, составляющей воротничок у апофизы, с возрастом окрашенные. Колонка коническая или полушаровидная, с тонким булавовидным придатком, реже — с одним или несколькими зубчиками. Спорангиоспоры шаровидные, эллиптические, цилиндрические, гладкие, не окрашенные. Зигоспоры окружены сетчатым покровом (перидием) или без него, шаровидные, с бородавчатыми или звездчатыми выступами. Гомо- и гетероталлические виды.

Тип: *Absidia repens* van Tiegh. (Zycha, Mycorineen. Kryptogamen-Flora Mark Brandenburg, 6a, 1935; Наумов, Опред. мукоровых (Mucorales), 1935; Милько, Опред. мукораль. грибов, 1974).

Ключ для определения видов

- Спорангиоспоры цилиндрические *A. ramosa* (абсидия разветвленная)
— Спорангиоспоры эллиптически-шаровидные
. *A. corymbifera* (абсидия щитконосная)

A. ramosa (Lindt) Lendn. — Mat. Fl. Gryptogam. Suisse, 1908, 3 : 144. Син.: *Mucor ramosus* Lindt — Arch. Exp. Pathol. Pharm., 1886, 21: 275; *Mucor truchisi* Lucet et Costant. — Arch. Parasit., 1901, 4 : 370; *Rhizopus umbellatus* A. Smith — J. Microsc. Soc., 1901 : 618; *Lichtheimia ramosa* (Lindt) Vuill. — Arch. Parasit., 1904, 8 : 570; *A. ramosa* (Lindt) Lendn f. *typica* Hagem — Ann. Mycol., 1910, 8 : 286; *Tieghemella turcestanica* Naum. — Наумов, Материалы микологии и фитопатологии, 1929, 8 : 123; *Absidia lichtheimi* (Lucet et Costant.) Lendn. var. *rasti* (Lendn.) — Zycha-Kryptogam. Fl. Mark Brandenburg, 1935, 6 : 129; *Lichtheimia ramosa* (Lindt) Vuill. var. *zurcheri* (Lendn.) Naum. — Наумов, Опред. мукоровых (Mucorales), 1935 : 81; *Thiegemella italica* (Perin et Costant.) Naum. — Наумов, Опред. мукоровых (Mucorales), 1935, 83; *Absidia italica* (Perin et Costant.) Dodge — Med. Mycol., 1935 : 112.

Колонии быстро растущие, хорошо спороносящие, войлочно-пушистые, пушистые, с возрастом серые, оливково-серые, иногда с золотисто-желтоватым основанием. Ризоиды разветвленные. Спорангиеносцы прямые, дуговидно изогнутые, 60—600 х 4—14 мкм, моноподиально или неправильно симподиально разветвленные, иногда простые или с мутовкой веточек ниже верхушечного спорангия, отходят одиночно от столоновидных гиф или являются их продолжением. Спорангии без учета апофизы шаро-, яйцевидные, 10—80 мкм в диам., серые, темно-серые. Колонка полушаровидная, эллиптически-шаровидная, иногда коническая, 10—60 х 6—50 мкм, буровато-серая, гладкая, реже с 1—3 (5) мелкими зубчиками. Апофиза воронковидная. Спорангиоспоры цилиндрические, на концах более или менее усеченные, до эллиптически-цилиндрических, 3,5—8 х 2—5 мкм, не окрашенные. Хламидоспоры отсутствуют. Крупные жировые клетки немногочисленные. Зигоспоры шаровидные или сжатые, 50—100 мкм в диам., голые, черно-бурые, с бородавчатыми выступами. Гетероталличный.

Факультативный термофил, с максимальной температурой роста около 52 °C.

В почвах, на экскрементах и в рубце животных, на кормах и других растительных субстратах при самосогревании — повсеместно.

A. corymbifera (Cohn) Sacc. et Trott. — Syll. Fung., 1912, 21 : 825. Син.: *Mucor lichtheimi* Lucet et Costant. — Arch. Parasit., 1901, 4 : 380; *Lichtheimia corymbifera* (Cohn) Vuill. — Bull. Soc. Mycol. Fr., 1903, 19 : 126;

Absidia lichtheimia (Lucet et Costant.) Lendn. — Mat. Fl. Cryptogam. Suisse, 1908, 3 : 143; *Mucor cornealis* Cavares et Sacc. — Ann. Mycol., 1913, 11 : 321; *Lichtheimia cornealis* (Cavares et Sacc.) Naum. — Наумов, Определ. мукоровых (Mucorales), 1935: 80; *L. ucrainica* Naum. — Наумов, Определ. мукоровых (Mucorales), 1935: 80; *A. gracilis* Linnem. — Flora, 1936, 120: 203; *A. ginsan* Kominin Kobajashi et Tubaki. — Trans. Jap. Mycol. Soc., 1952, 2: 50; *A. corymbifera* (Cohn) Sacc. et Trott. var. *regnieri* (Lucet et Costant.) Coud. — Guide pratique mycol. med., Paris, 1955: 120; *A. ornata* Sarbh. — CanJ.Bot., 1965, 43: 999.

Колонии быстро растущие, хорошо спороносящие, пушисто-войлочные, 0,8—1,5 см выс., не порошащие, свинцово-, оливково-серые с возрастом, часто с желтовато-золотистым основанием. Ризоиды слабо разветвленные. Столоны слабо выражены, спорангиеносцы прямые, дуговидно изогнутые, до 400—600 мкм дл., моноподиально или неправильно симподиально разветвленные либо простые и с мутовкой веточек ниже верхушечного спорангия, отходят от субстрата или столоновидных гиф. Спорангии без учета апофизы шаровидные или яйцевидные, 10—80 мкм в диам., серые, темно-серые. Колонка полушаровидная, эллиптически-шаровидная или коническая, 10—60 x 6—50 мкм, буровато-серая, гладкая, реже с 1—3 (5) мелкими зубчиками. Апофиза воронковидная. Спорангиоспоры эллиптически-шаровидные, эллиптические, 3,5—7 x 3,5—6,5 мкм. Крупные жировые клетки немногочисленны, до 150 мкм в диам. Зигоспоры 50—100 мкм в диам. Гетероталличный.

Облигатный термофил с максимумом роста около 50 °C.

В почвах, рубце и на экскрементах животных, на различных растительных субстратах и кормах — при их самосогревании — повсеместно.

Род *Rhizopus* Ehrenberg (ризопус)

Nova Acta Acad. Leop., 1820, 10: 198.

Воздушный вегетативный мицелий хорошо развит, с дуговидно изогнутыми столонами, прикрепляющимися к субстрату с помощью ризоидов. Спорангиеносцы прямые или дуговидно изогнутые, часто с промежуточным вздутием, простые или с мутовчато разветвленной верхушкой, отходят по 1—5 от шейки ризоида или столоновидных гиф. Спорангии шаровидные или приплюснутые, бурые, серо-бурые с возрастом. Колонки шаровидные, цилиндрические или обратногрушевидные. Апофиза воронковидная или блюдцевидная. Спорангиоспоры шаровидные, эллиптические или неправильной формы, часто угловатые, продольно исчерченные, серые, бледно-оливковые, синевато-серые. Зигоспоры шаровидные, голые, темно-бурые, с бородавчатыми или звездчатыми выступами. Гомо- и гетероталличный.

Тип: *R. nigricans* Ehrenb. (H. Zycha. Mucorineen. Kryptogamen-Flora der Mark Brandenburg., 6a, 1935; Наумов, Определ. мукоровых (Mucorales), 1935; Милько, Определ. мукораль. грибов, 1974).

Ключ для определения видов

1. Колонка чаще приплюснута-шаровидная, спорангиоспоры эллиптические *R. microsporus* (ризопус мелкоспоровый)
— Колонка чаще эллиптически-цилиндрическая или обратногрушевидная, спорангиоспоры шаровидные, частично неправильно шаровидные
. *R. cohnii* (ризопус Кона)

R. microsporus van Tiegh. — Ann. Sci. Nat. Bot., ser. 6, 1875, 1: 83. Син: *R. minimus* van Tiegh. — Ann. Sci. Nat. Bot., ser. 6, 1875, 1: 84; *Mucor microsporus* (van Tiegh.) Migula — Thome, Kryptogamenfl. van Dtsch. — Ost. und Schweiz, 1910, 3: 197; *R. chlamydosporus* Boediju, Sydowia, 1958 (1959), 12: 329.

Колонии быстро растущие, плотно- или рыхлопушистые, серые, свинцово-серые с возрастом, до 2 см выс., легко разрываются. Ризоиды простые или слабо разветвленные. Спорангиеносцы простые, 6—18 мкм в диам., отходят по 1—5 от шейки ризоида или столоновидных гиф, 50—300 мкм дл., светло-коричневые, буровато-коричневые. Спорангии 30—120 мкм в диам. Колонка приплюснута-, эллиптически-шаровидная, слегка коническая, 25—60 x 20—50 мкм, бледно-серовато-коричневая. Апофиза воронковидная. Спорангиоспоры эллиптические, на концах закругленные или слегка заостренные, 4—7 x 3—6 мкм, гладкие, иногда слабо исчерченные, с металлическим оттенком. Хламидоспоры многочисленные, разной формы. Зигоспоры шаровидные, 45—80 мкм в диам., буровато-коричневые, с звездчатыми выступами. Гетероталичный.

Факультативный термофил. Максимальная температура роста 48—50 °C.

В почве, на растительных субстратах, реже на экскрементах животных — повсеместно.

R. cohnii Berl. et de Toni — Saccardo, Syll. Fung., 1888, 7: 213. Син.: *Mucor rhizopodiformis* Schroet. — Cohn, Kryptogamenfl. v. Schles, 1886, 3: 207; *R. equinus* Cost. et Lucet — Bull. Soc. Mycol. Fr., 1903, 19: 202; *R. chinensis* Saito — Centraefl. f. Bakt., 1904, 2, 13: 154; *R. pseudochinensis* Vamadzaki — J. Agr. Soc. Jap., 1918, 193: 996; *R. suinus* Nieson — Virch. Arch. f. Path. Anat., 1929, 273: 859; *R. pygmaeus* Naumov — Наумов, Опред. мукоровых (Mucorales), 1935: 74; *R. pusillus* Naumov — Наумов, Опред. мукоровых (Mucorales), 1935: 75.

Колонии быстро растущие, пушисто-рыхловатые, до 1 см высотой, сине-серые с возрастом. Ризоиды слабо выражены, простые или слабо разветвленные, светло-коричневые. Спорангиеносцы 75—700 x 6—20 мкм, простые или с мутовчато разветвленной верхушкой, без промежуточных вздутий, прямые или извилистые, иногда изогнутые, отходят по 1—5 от шейки ризоида или столоновидных гиф, бледно-коричневые. Спорангии 40—140 мкм в диам. Колонка цилиндрическая, обратногрушевидная или слегка коническая, реже — шаровидная, 20—100 x 20—80 мкм, коричневая. Апофиза блюдцевидная. Спорангиоспоры шаровидные и неправильно шаровидные 4—7 мкм в диам., гладкие или очень слабо исчерченные, в массе синеовато-серые. Хла-

мидоспоры многочисленные, разной формы. Зигоспоровое спороношение неизвестно.

Факультативный термофил. Максимальная температура роста 43—45 °C.

В почве, на растительных остатках, на экскрементах животных — повсеместно.

Род *Rhizomucor* (Lucet et Cost.)

Wehmer ex Vuill. (ризомукор)

Stud. Mycol., 1978, 17: 53—65.

Воздушный мицелий с отдельными столонами и слабо разветвленными ризоидами. Спорангии шаровидные, с четкой колонкой, без апофизы, окрашенные. Спорангиоспоры полушаровидные. Зигоспоры шаровидные, с тупопирамидальными выступами.

Облигатный термофил.

Тип: *Mucor* (*Rhizomucor*) *parasiticus* Lucet et Cost. = *Rh. pusillus* (Lindt) Schipper.

Ключ для определения видов

1. Рост и спороношение хорошие, колонии зернисто-войлочные, плотнопушистые, коричневато-серые, темно-мышинно-серые, гифы мицелия не окрашенные 2
- Рост и спороношение слабые, колонии рыхлозернистые, темно-бурые, гифы субстратного мицелия бурые *R. tauricus* (ризомукор таврийский)
2. Зигоспоры образуются в моноспорангиальных культурах *R. miehei* (ризомукор Мие)
- Зигоспоры не образуются в моноспорангиальных культурах *R. pusillus* (ризомукор крошечный)

R. tauricus (Milko et Schkurenko) Schipper (рис. 9) — Stud. in Mycol., 1978, 17: 61—64. Син.: *Mucor tauricus* Milko et Schkurenko — Милько, Шкуренко, Новости систем, низш. раст., 1970, 7: 139—141.

Колонии быстро растущие, лопастевидные, слабо спороносящие, рыхлозернистые, 0,1—0,2 см выс., с обеих сторон темно-бурые. Ризоиды очень слабо разветвленные. Гифы рыжевато-бурые, с промежуточными или верхушечными вздутиями 60—150 мкм в диам. Спорангиеносцы прямые, до 0,2 см выс., 15—40 мкм в диам., слегка расширены в верхней или средней части, простые и с одной-двумя боковыми веточками вверху, реже — с неправильно мутовчато разветвленной верхушкой, с поперечной перегородкой в верхней части или без нее, не окрашенные и серовато-металлического цвета вверху, часто слегка вздутые под спорангием. Спорангии шаровидные, 40—100 мкм в диам., с шероховатой растворяющейся оболочкой, слегка растрескиваются на спорангиеносце, с возрастом темно-мышинно-серые. Колонка шаровидная или яйцевидно-шаровидная, реже яйцевидная или эллиптически-шаровидная, 25—75 мкм в диам., светло-мышинно-серая или коричневая, гладкая, реже с 1—3 мелкими зубчиками. Воротничок слабо выражен или отсутствует. Спо-

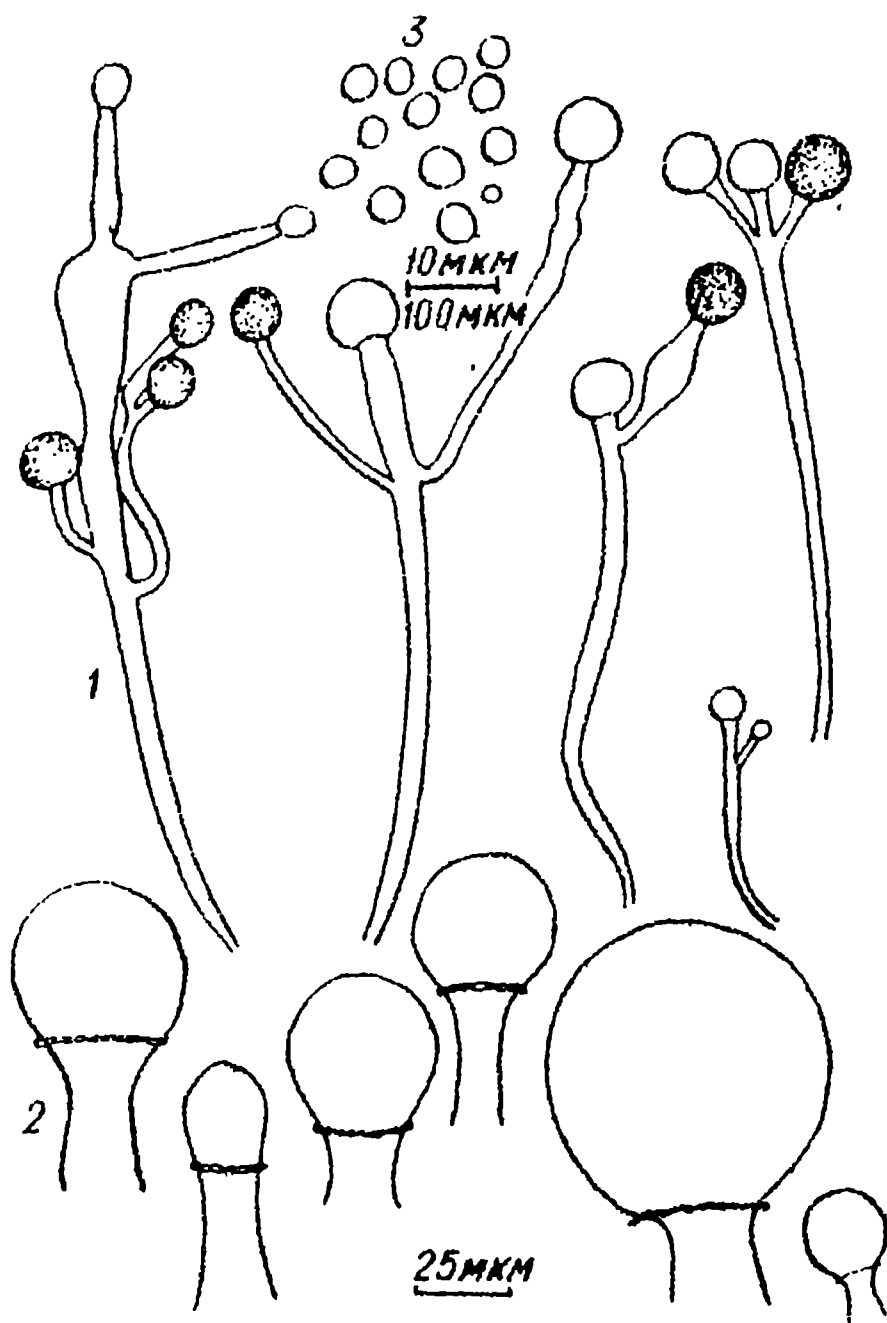


Рис. 9. *Rhizomucor tauricus* (Milko et Schkurenko) Schipper (по Schipper, 1978):

1 — спорангиеносцы, 2 — колонки; 3 — спорангиоспоры

Спорангии шаровидные, до 60 мкм в диам., с шероховатой растворяющейся оболочкой, частично растрескивающиеся, блестящие, с возрастом темно-серые. Колонка яйцевидная или обратногрушевидная, 15–25 x 12–20 мкм, коричневая до мышино-серой с мелкими зубчиками, воротничок слабо выражен или отсутствует. Спорангиоспоры шаровидные, частично эллиптически-шаровидные, 3–4 мкм в диам., гладкие, бледно-салатового цвета. Зигоспоры шаровидные или слегка сжатые с боков, 30–50 x 20–35 мкм, с тупыми пирамидальными выступами, темно-коричневые. Гомоталичный.

Облигатный термофил. Минимальная температура роста 20–22, максимальная — 56–58 °C.

В почвах (Великобритания, СССР, Япония), на конском навозе и ветках вымоченного кустарника гваюлы (США).

R. pusillus (Lindt) Schipper (рис. 11) — Stud. in Mycol., 1978, 17: 53–57. Сын.: *Mucor pusillus* Lindt — Arch. exp. Path. Pharmac., 1886, 21: 272; *R. septatus* (Bezold) Lucet et Cost. — Archs Parasit., 1901, 4: 362; *Thiegemella muriperda* (Sacc. et Sinigaglia) Naumov — Наумов, Определ. мукоровых (Mucora-

рангиоспоры шаровидные, 2–4 мкм в диам., иногда эллиптически-шаровидные, 2,5–4,5 x 2–4 мкм, гладкие, бледно-салатового цвета. Хламидоспоры и зигоспоровое спороношение неизвестны.

Облигатный термофил. Максимальная температура роста 20–22, максимальная 47–49 °C.

В почве Крымской обл. (УССР).

R. miehei (Cooney et Emerson) Schipper (рис. 10) — Stud. in Mycol., 1978, 17: 57–61. Сын.: *Mucor miehei* Cooney et Emerson — Thermophilic Fungi, 1964: 26.

Колонии быстро растущие, поздно спороносящие, плотно-пушистые, 0,2–0,3 см выс., с возрастом оливково-серые, темно-мышинно-серые. Ризоиды слабо разветвленные. Спорангиеносцы прямые или слегка извилистые, до 12 мкм в диам., простые, моноподиально и неправильно симподиально разветвленные, с поперечной перегородкой в верхней части или без нее, коричневые. Веточки спорангиеносцев простые или разветвленные, пря-

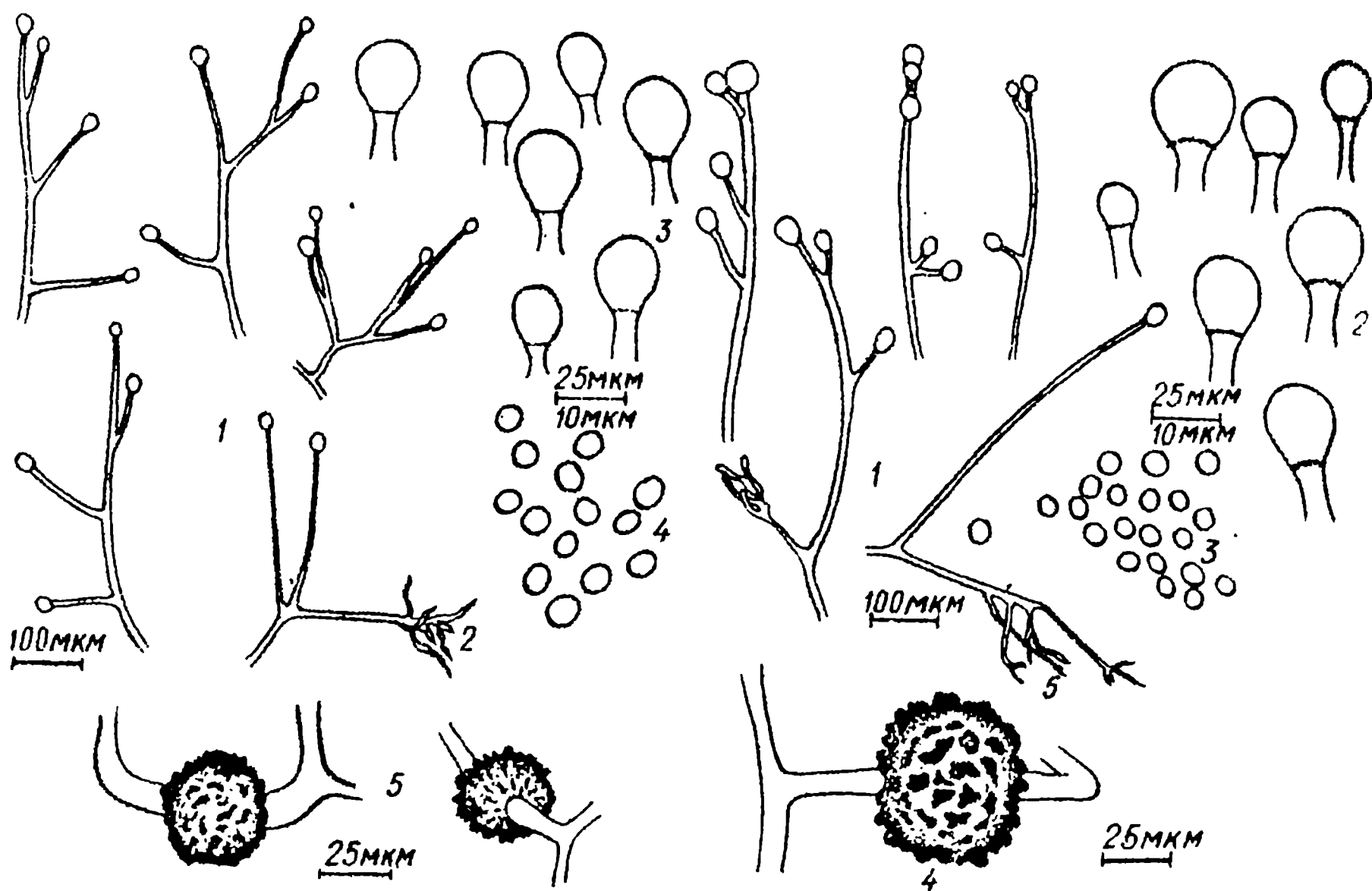


Рис. 10. *Rhizomucor miehei* (Cooney et Emerson) Schipper (no Schipper, 1978):

1 – спорангиеносцы, 2 – ризоиды, 3 – колонки, 4 – спорангиоспоры, 5 – зигоспоры с суспензорами

Рис. 11. *Rhizomucor pusillus* (Lindt) Schipper (no Schipper, 1978):

1 – спорангиеносцы, 2 – колонки, 3 – спорангиоспоры, 4 – зигоспоры с суспензорами, 5 – ризоиды

Ies), 1935, 84; *M. buntingii* Lendner – Bull. Soc. Bot. Geneve, 1930, 21: 260; *M. hagemii* Naumov – Наумов, Определ. мукоровых (Mucorales), 1935, 55.

Колонии быстро растущие, хорошо спороносящие, зернисто-войлочные до шерстистых, с возрастом коричневато-темно-серые, с обратной стороны – коричневые. Ризоиды простые или слабо разветвленные, коричневатые или не окрашенные. Спорангиеносцы моноподиально или симподиально разветвленные, отходят от субстрата или от столонов, с несколькими веточками в верхней части до 25 мкм в диаметре, коричневые. Спорангии шаровидные, 20–80 мкм в диам., с шероховатой оболочкой, вначале не окрашенные, затем серые. Колонка яйцевидная до обратногрушевидной, реже эллиптически-шаровидная, 20–50 x 20–45 мкм, светло-коричневая до мышино-серой, гладкая или с маленькими выступами. Воротничок слабо выражен или отсутствует. Спорангиоспоры округлые, частично эллиптически-шаровидные, 2,5–5 мкм в диам., гладкие, с металлическим оттенком. Зигоспоры шаровидные или слегка сжатые с боков, до 70 x 65 мкм, темно-коричневые до черных, с тупопирамидальными выступами. Гетероталличный.

Облигатный термофил. Минимальная температура роста около 20—22, максимальная — 56—58 °C.

В почвах, на различных растительных остатках при самосогревании (сене, соломе); в компостах — повсеместно.

КЛАСС ASCOMYCETES (АСКОМИЦЕТЫ)

Гифы вегетативного мицелия разветвленные, с поперечными перегородками. Половое размножение сумкоспорами, расположенными в сумках, образующихся в результате слияния протопластов двух не дифференцированных, слабо дифференцированных клеток противоположного полового знака или морфологически дифференцированных женских половых органов — аскогонов и мужских — антеридиев. Сумки образуются внутри или на поверхности плодовых тел — аскокарпов и часто окружены бесплодными гифами-парафизами или расположены просто на гифах, и плодовые тела тогда отсутствуют. Плодовые тела различной формы, окраски, строения, с отверстиями или без них; закрытые, с сетчатым либо псевдопаренхиматическим перидием — клейстокарпии, или клейтотеции; с отверстием или порой — перитеции, или псевдотеции; открытые — апотеции. Для псевдотециев характерно образование битуникатных (с двухслойной оболочкой) сумок в отдельных полостях — локулах и наличие псевдопарафиз, представляющих тонкие прослойки между полостями. Сумки расположены в клейстокарпиях беспорядочно, в псевдотециях — пучком, веерообразно или горизонтальным слоем у основания, в перитециях — пучком или плотным слоем у основания, в апотециях — сплошным гимениальным слоем на верхней части.

Сумкоспоры одноклеточные либо с одной или несколькими поперечными, иногда продольными перегородками, бывают с отростками, покрыты желевидным слоем слизи, снабжены ростковыми порами на одном или обоих концах либо ростковыми щелями или без них, разнообразной формы, с гладкой или структурной оболочкой, бесцветные или различно окрашенные. Многие представители имеют конидиальное спороношение разных типов.

Представители сумчатых термофильных грибов, приведенные в монографии, относятся к подклассу плодосумчатых (*Euascomycetidae*) или настоящих сумчатых. Он включает грибы, у которых сумки располагаются внутри или на поверхности плодовых тел. В классификации плодосумчатых в настоящее время учитывают особенности онтогенеза плодовых тел и в основном коррелирующего с ним строения сумок. Подкласс *Euascomycetidae* разделен на 3 группы порядков: *Plectomycetiidae*, *Pyrenomycetiidae* и *Discomycetiidae* (Luttrell, 1965; Томилин, 1967; Гарибова, 1976).

Сумчатые термофильные грибы входят в первые две группы порядков, представляя порядок *Eurotiales* плектомицетов и порядок *Sphaeriales* пиреномицетов. Деление на семейства и роды в них приведены в монографии в интерпретации Т.С.Кириленко (1978), которая учла обработки многих таксонов разных систематических единиц сумчатых грибов.

ПОДКЛАСС EUASCOMYCETIDAE (ЭВАСКОМИЦЕТИДОВЫЕ)

Плодовые тела — закрытые (клеистокарпии), с отверстием (перитеции) или широко открытые (апотеции). Сумки однооболочковые. Если плодовые тела отсутствуют, то они собраны в клубки, не прикрытые перидием.

Ключ для определения групп порядков

Плодовые тела без отверстия, закрытые — клеистотеции, сумки заполняют всю полость плодового тела, расположены беспорядочно. Если плодовые тела отсутствуют, то сумки собраны в клубки, не прикрытые перидием, парафизы отсутствуют Plectomycetidae (плектомицетидовые).

— Плодовые тела с отверстием — перитеции, иногда без отверстия — клеистотеции. Сумки расположены параллельными пучками у основания плодовых тел, часто с парафизами между ними, или беспорядочно Pyrenomycetidae (пиреномицетовые).

ГРУППА ПОРЯДКОВ PLECTOMYCETIDAE

ПОРЯДОК EUROTIALES (ЭВРОТИАЛЬНЫЕ)

Плодовые тела поверхностные или погруженные в грибницу, иногда на ножке, круглые, овальные, без отверстия, у некоторых таксонов с заметным швом вдоль стенки плодового тела. Перидий в виде сетки из рыхло или плотно переплетенных гиф или псевдопаренхиматический. Если плодовые тела отсутствуют, то сумки собраны в клубки, не прикрытые перидием. Сумки круглые, овальные, расположены беспорядочно в полости плодового тела, с быстро расплывающейся оболочкой. Парафизы отсутствуют. Сумкоспоры одноклеточные, разной формы, без ростковых пор, гладкие или со структурной оболочкой.

Ключ для определения семейств

Перидий плодовых тел из переплетенных в несколько слоев гиф или псевдопаренхиматический, конидиальные стадии типов *Raeciomycetes*, *Penicillium*, *Aspergillus*, *Polypaecilum* Trichocomataceae (трихокоматные)

Плодовые тела маленькие, на ножке, с темно окрашенным перидием, конидиальное спороношение — артроконидии Monascaceae (монасковые)

Семейство Trichocomataceae (трихокоматные)

Плодовые тела разной формы, без отверстия, мягкие, твердые, поверхностные либо погруженные в мицелий или в строматическую ткань, не окрашенные, окрашенные. Перидий из переплетенных гиф или псевдопаренхиматический. Если плодовые тела отсутствуют и сумки расположены клубками среди вегетативных гиф, то конидиальная стадия типа *Raeciomycetes*. Сумки круглые, овальные, сидячие, редко на укороченной ножке, с быстро расплывающейся оболочкой, расположены в плодовом теле

беспорядочно. Сумкоспоры круглые, овальные, эллиптические, гладкие, шероховатые, шиповатые, игольчатые, с экваториальными гребневидными выступами или бороздками, не окрашенные или светло окрашенные. Конидиальные стадии типов *Raecilomyces*, *Penicillium*, *Aspergillus*, *Polypaecilum*.

Ключ для определения родов

- 1 — Плодовые тела отсутствуют, сумки расположены клубками среди вегетативных гиф, круглые, овальные, 8-споровые; сумкоспоры гладкие, не окрашенные; конидиальные стадии типа *Raecilomyces* *Byssochlamys* (биссохламис)
- Плодовые тела имеются 2
2. Перидий состоит из одного слоя клеток, плодовые тела окружены толстостенными покровными клетками, красные, пурпурно-красные, сумкоспоры гладкие, шероховатые, обычно с экваториальными гребневидными выступами, оранжевые или голубовато-фиолетовые, конидиальная стадия группы *Aspergillus nidulans* *Emericella* (эмерицелла)
- Перидий плодовых тел имеет иное строение, конидиальная стадия типа *Penicillium*, *Raecilomyces*, *Polypaecilum* 3
3. Перидий состоит из переплетенных гиф, плодовые тела мягкие, не окрашенные или желтые, сумки в коротких цепочках, сумкоспоры гладкие, с экваториальными гребневидными выступами или без них, не окрашенные или светло-желтые, конидиальные стадии типа *Penicillium* и *Raecilomyces* *Talaromyces* (таларомицес)
- Перидий псевдопаренхиматический 4
4. Перидий состоит из нескольких слоев клеток, плодовые тела светло окрашенные, сумкоспоры круглые, эллиптические, конидиальная стадия типа *Raecilomyces* или антеллоконидии *Thermoascus* (термоаск)
- Перидий состоит из слоя более или менее однотипных клеток, плодовые тела красно-коричневые, сумкоспоры круглые, эллиптические, не окрашенные до желто-коричневых, конидиальная стадия типа *Polypaecilum* *Dactylomyces* (дактиломицес)

Род *Byssochlamys* Westl. (биссохламис)

Svensk. bot. Tidskr., 1909, 3: 134.

Плодовые тела отсутствуют. Сумки разбросаны среди вегетативных гиф, голые, иногда прикрыты не окрашенными гифами, круглые, восьмиспоровые, с быстро расплывающейся оболочкой. Сумкоспоры овальные, эллиптические, гладкие или шероховатые, не окрашенные, светло окрашенные. Конидиальная стадия типа *Raecilomyces*.

Тип: *Byssochlamys nivea* Westl. (Brown, Smith, 1957; Stolk, Samson, 1971; Samson, Tansey, 1975).

Byssochlamys verrucosa Samson et Tansey (биссохламис бородавчатый) (рис. 12) — Trans. Brit. Mycol. Soc., 1975, 65, 3: 512—513.

Колонии на мальц-агаре быстро растущие, достигающие за 5 дней при 40 °C 8 см в диам., состоящие из базального войлочного мицелия, клубков сумок, прикрытых клочковатым до пучковатого воздушным мицелием, вначале белые, затем светло-коричневые до светло-розово-тускло-желтых, на обратной стороне желтые до светло-коричневых, с не окрашенными или желтоватыми каплями экссудата, с выраженным запахом. Вегетативные гифы 2,5—5,0 мкм толщ., гладкие, не окрашенные. Клубки сумок 50—

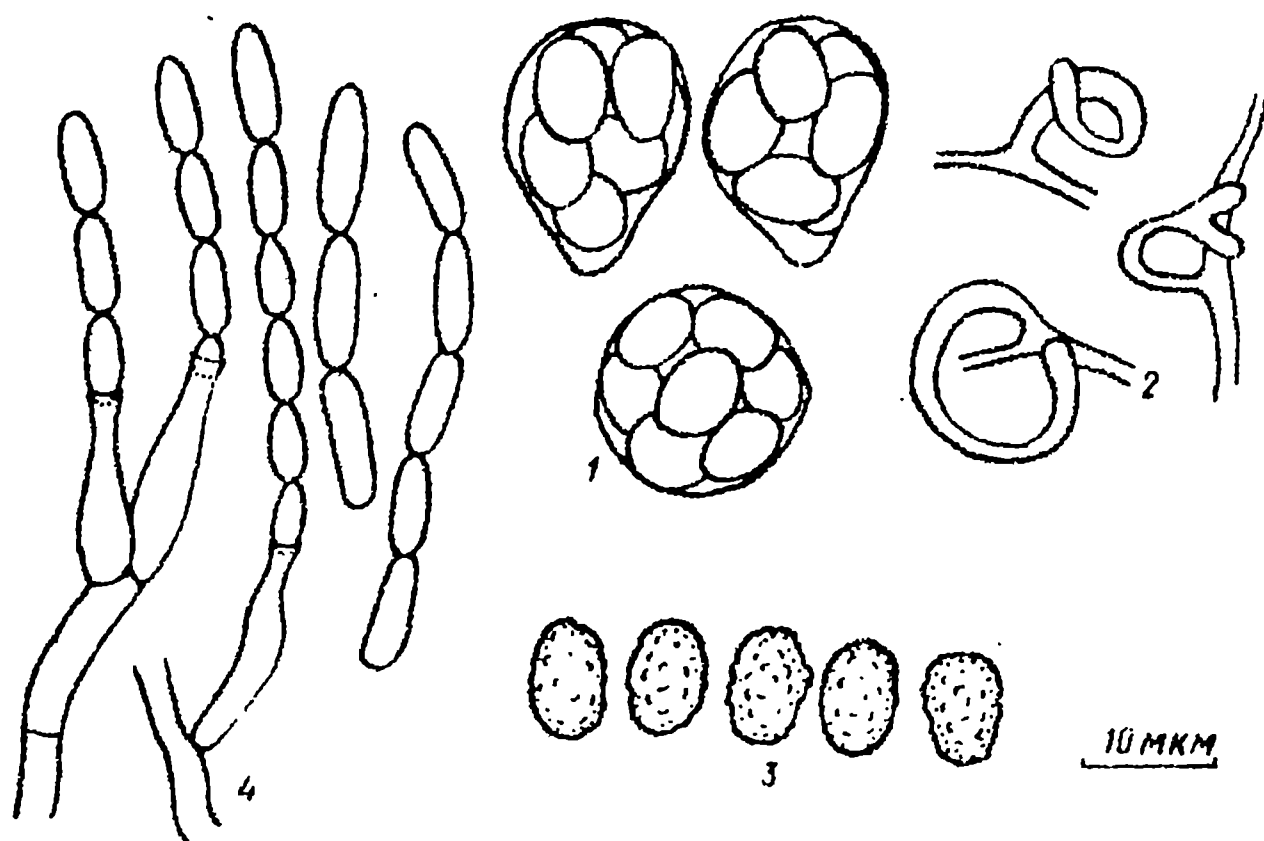


Рис. 12. *Byssochlamys verrucosa* Samson et Tansey (по Samson, Tansey, 1975):

1 — сумки, 2 — начало образования сумок, 3 — сумкоспоры, 4 — конидиеносцы и конидии

150 мкм в диам., белые до светло-коричневых, созревают через 7 дней при 30 °С, не прикрытые или скудно прикрытые рыхлой тканью тонких, не окрашенных гиф 0,5–1,0 мкм толщ. Сумки округлые до обратнойцевидных, 15–20 x 13–18 мкм, 8-споровые, быстро расплывающиеся, образующиеся из крючка аскогенных гиф. Сумкоспоры эллиптические, 7,5–9,0 x 5,0–6,0 мкм, толстостенные, мелкобородавчатые, светло-желтые. Конидиеносцы главным образом одиночные, состоящие из кисточки 2–3 фиалид, гладкие, немногочисленные, иногда одинокие фиалиды образуются на воздушных гифах. Фиалиды 14–18 x 3–5 мкм, с цилиндрической нижней частью, резко суженной к длинной шейке, 2 мкм в диам. Конидии цилиндрические, с усеченными концами, 9–13 x 2,5–4,0 мкм, желтые, в сухих расходящихся цепочках. Хламидоспоры отсутствуют.

Факультативный термофил. Границы роста между 15 и 55, оптимальная температура 40 °С. Оптимальная температура для образования сумчатого спороношения на картофельно-декстрозном, овсяно-мучном и кукурузно-мучном агарах 35 °С.

Конидиальная стадия *Paecilomyces verrucosus* Samson et Tansey. — Trans. Brit. Mycol. Soc., 1979, 65, 3: 513–513.

В гнездовом материале инкубаторов птиц (сорной курицы *Leipoa ocellata* Gould, Австралия).

П р и м е ч а н и е. Авторы указывают, что *B. verrucosa* занимает промежуточное положение между родами *Talaromyces* и *Byssochlamys*, так как начальное образование сумчатой стадии сходно с *Talaromyces* (*T. leycettanus* Evans et Stolk, *T. purpureus* Stolk et Samson). Но вид помещен в род *Byssochlamys*, так как сумки образуются из крючка аскогенных гиф. Конидиальная стадия *B. verrucosa* близка к *Paecilomyces fulvus* Stolk et Samson, но конидиеносцы последнего более разветвленные и конидии меньших размеров (4–8 x 1,5–5 мкм).

Род *Emericella* Berk et Br.
(эмерицелла)

M. Berkeley. introd. Crypt. Bot., 1856: 340. Син.: *Inzengala Borzi* — Jahrb. Wiss. Bot., 1884, 16: 450.

Плодовые тела круглые, с перидием, состоящим из одного слоя клеток, желтоватые, красные, коричневые, окружены одиночными или многочисленными покровными клетками разной формы и величины. Сумки круглые, овальные, яйцевидные, 8-споровые, с быстро растворяющейся оболочкой, расположены беспорядочно в плодовых телах. Сумкоспоры одноклеточные, линзовидные, с экваториальными гребневидными выступами, гладкие, шероховатые, игольчатые, шиповатые, оранжевые, пурпурно-красные или голубовато-лиловые. Конидиальная стадия группы *Aspergillus nidulans*.

Тип: *Emericella varicolor* Berk et Br. (Benjamin, 1955; Malloch, Cain, 1972).

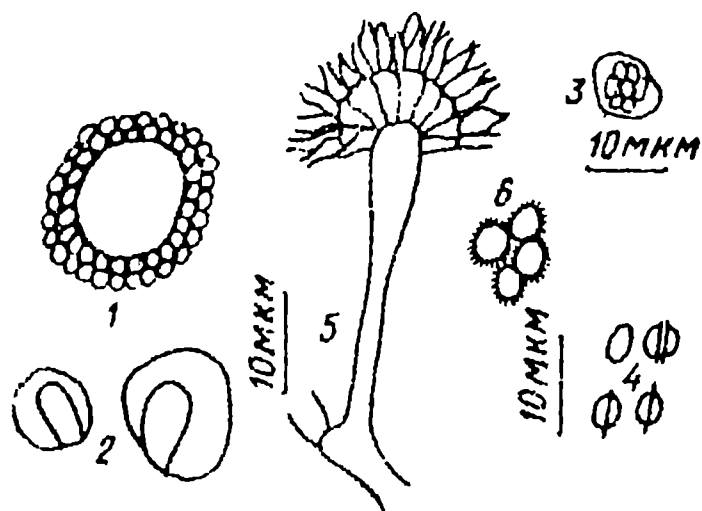


Рис. 13. *Emericella nidulans* (Eidam) Vuill.:

1 — плодовое тело, окруженное покровными клетками, 2 — покровные клетки, 3 — сумка, 4 — сумкоспоры, 5 — конидиеносец, 6 — конидии

E. nidulans (Eidam) Vuill. (эмерицелла погруженная) (рис. 13) — Mycologia, 1955, 47, 5: 679—680. Син.: *Sterigmatocystis nidulans* Eidam — Cohn Beitr. Biol. Pfl., 1883, 3: 392—411; *Diplostephanus nidulans* (Eidam) Langeron — C. r. Soc. Biol., 1922, 87: 343—345.

Колонии на агаризованной среде Чапека бархатистые, темно-желто-зеленые до медово-желтых, на обратной стороне розовато-фиолетовые, пурпурно-красные. Плодовые тела круглые, 100—200 мкм в diam., красно-коричневые, окружены слоем покровных клеток до 27 мкм в diam. Сумки круглые, 10,8 x 9,4 мкм. Сумкоспоры линзовидные, 3,7—4,8 x 3,2—4,2 мкм,

гладкие, с двумя экваториальными гребневидными выступами до 0,5—1,3 мкм шир., пурпурно-красные. Конидиеносцы извилистые, 50—120 x 2,5—3,2 мкм, до 5—6 мкм на верхушке. Вздутие 8—10 мкм в diam., с фиалидами в два яруса. Фиалиды первого яруса 5—6 x 2—2,5 мкм, второго — 5—6 x 2—2,5 мкм. Конидии круглые, 3,2—4,1 мкм в diam., шероховатые, в массе зеленые, образующие колонки 40—80 x 25—40 мкм.

Конидиальная стадия — *Aspergillus nidulans* (Eidam) Wint. — Rabenh. Krypt. — Fl., 1884, 1, 2: 62.

Факультативный термофил. Минимальная температура роста около 10 °C, оптимальная — 35—37, максимальная — 51 °C.

Род *Talaromyces* Benj. (таларомицес)

Mycologia, 1955, 47, 5: 681.

Плодовые тела мягкие, круглые, не окрашенные или светло окрашенные. Перидий состоит из переплетенных гиф. Сумки 4-, 6-, 8-споровые, без ножки, в цепочках, расположены в плодовых телах беспорядочно. Сумкоспоры одноклеточные, круглые, овальные, эллиптические, чечевицевидные, гладкие, шиповатые или с гребневидными выступами, не окрашенные, желтоватые, красноватые. Конидиальная стадия типа *Penicillium* (секций *Monoverticillata* и *Biverticillata symmetrica*) или *Paecilomyces*.

Тип: *Talaromyces vermiculatus* (Dangeard) Benj. = *T. flavus* (Klöcker) Stolk et Samson (Thom, 1930; Raper et al., 1949; Smith, 1963; Stolk, 1965; Stolk, Samson, 1971, 1973).

Ключ для определения видов

1. Сумкоспоры гладкие 2
– Сумкоспоры с гребневидными выступами 3
2. Сумкоспоры круглые до яйцевидных, 3,5–4 x 2,7–3,5 мкм, конидии цилиндрические до эллиптических, 3,5–5 x 1,5–2,7 мкм *T. emersonii* (таларомицес Эмерсона)
– Сумкоспоры круглые до овальных, 3,7–4,5 x 3,5–4 мкм, конидии цилиндрические, 4–8 x 1–2,5 мкм *T. byssochlamydoides* (таларомицес биссохламидоидный)
3. Сумкоспоры эллиптические, 3,5–4,5 x 2,2–3,5 мкм, с 2–6 продольными, часто прерывистыми гребневидными выступами, конидии яйцевидные, эллиптические, 2,5–5 x 1,5–3 мкм *T. thermophilus* (таларомицес термофильный)
– Сумкоспоры чечевицевидные, 3–4 x 2–3 мкм, с 2–5 прерывистыми гребневидными выступами, конидии эллиптические до цилиндрических, 3,5–5 x 1–1,7 *T. leycettanus* (таларомицес лейцеттанский)

T. emersonii Stolk (рис. 14) — Antonie van Leeuwenhoek J. Microbiol. and Serol., 1965, 31, 2: 262–276.

Колонии на агаре Чапека ограниченно растущие, достигающие 2,5–4 см через 7 дней при 45 °С, тонкие, скудно образующие конидиальное и сумчатое спороношение, оливково-тускло-желтые или темно-оливково-тускло-желтые, на обратной стороне не окрашенные, в центре — темно-оливково-тускло-желтые, с мелкими каплями экссудата. Гифы 1–3 мкм толщ., не окрашенные. Конидиеносцы отходят преимущественно от субстратного мицелия или как перпендикулярные ветки воздушных гиф. Многие из них берут начало от коротких гиф, напоминающих основание *Aspergillus*. Конидиеносцы прямые, с перегородками, 35–150 мкм дл. и 3–4,5 мкм толщ., грубошероховатые, не окрашенные до светло-желтых. Кисточки асимметричные, иногда различной формы, состоящие только из одной компактной до слабо расходящейся терминальной мутовки с 3 или 5 метулями, но часто имеют 1 или 2 веточки, кроме главной оси. Веточки 1–25 x 2,5–3 мкм, часто вздутые на верхушке, до 6 мкм в диам., иногда вторично разветвленные, шероховатые, Метули 10–12 мкм дл., 2,5–3 мкм толщ., со вздутой верхушкой до 6 мкм в диам., сильношероховатые. Фиалиды цилиндрические, резко суженные к короткой несущей конидии верхушке, параллельнорядные или в плотных пучках от 5 до 10 в метуле, 9–12 x 2–2,5 мкм, гладкие, иногда шерохова-

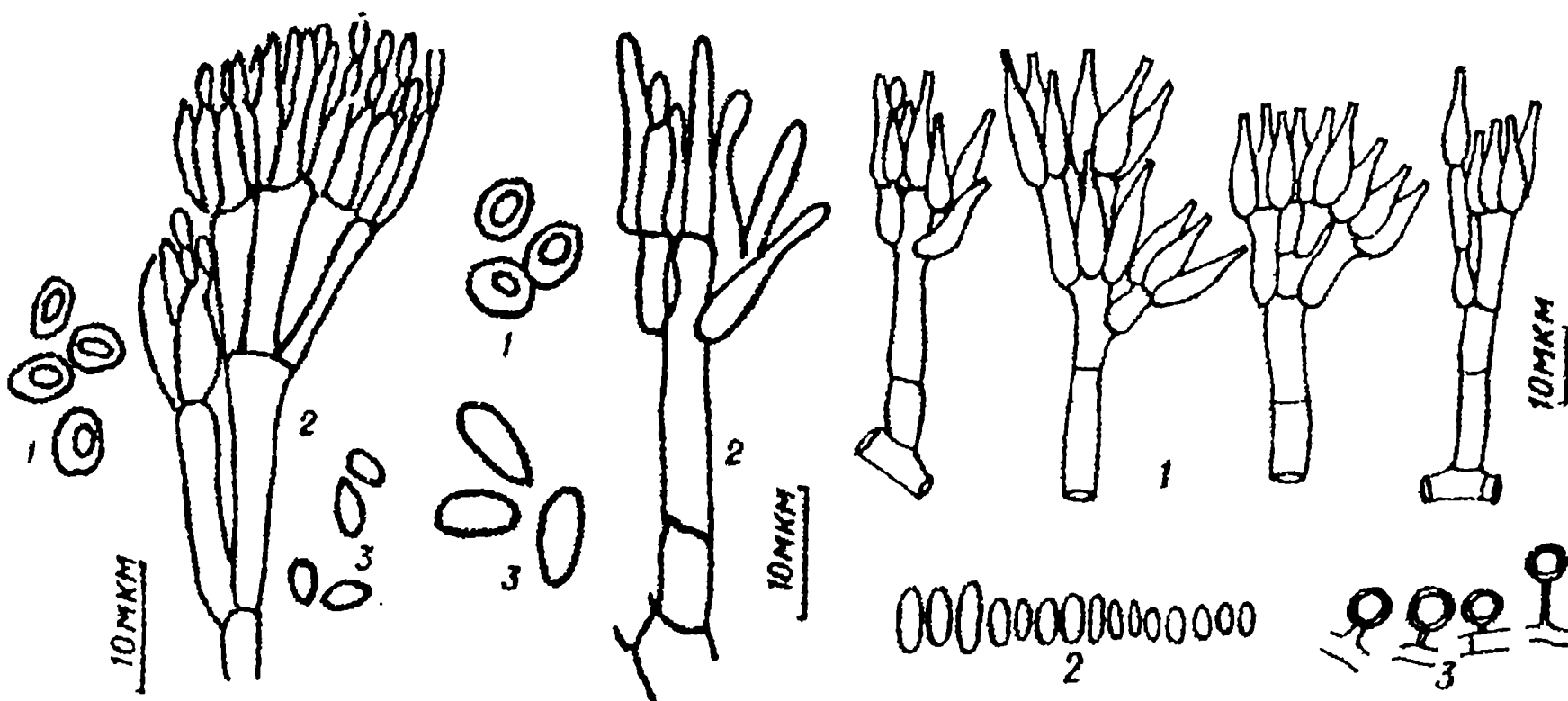


Рис. 14. *Talaromyces emersonii* Stolk:

1 — сумкоспоры, 2 — конидиеносец, 3 — конидии

Рис. 15. *Talaromyces byssochlamydoides* Stolk et Samson:

1 — сумкоспоры, 2 — конидиеносец, 3 — конидии

Рис. 16. *Paecilomyces byssochlamydoides* Stolk et Samson — анаморфа *Talaromyces byssochlamydoides* Stolk et Samson (no Samson, 1974):

1 — конидиеносцы, 2 — конидии, 3 — хламидоспоры

тые. Все элементы кисточки не окрашенные до слабо-желтоватых. Конидии вначале цилиндрические, затем эллиптические, 3,5–6 x 1,5–3 мкм, редко до 12 мкм дл., гладкие, не окрашенные до светло-коричневых, образуют длинные, рыхло склеенные цепочки, часто — рыхлые колонки. Плодовые тела обильно образуются на мальц-агаре и овсяном агаре сплошным слоем на агазированной поверхности. Разнообразны по форме и размерам, часто сливающиеся, обычно шаровидные до эллиптических, большей частью 50–300 мкм в диам., мягкие, вначале желтые, затем красные до оранжево-коричневых, со скудно развитым перидием, состоящим из рыхлой ткани радиальных, закрученных, не окрашенных до светло-коричневых гиф, около 1 мкм голщ. Сумки образуются обильно во всех плодовых телах, в коротких цепочках, иногда одиночные, 8-споровые, округлые до эллиптических, 8–9 x 6–8 мкм. Сумкоспоры округлые, 3,5–4,5 x 3–3,5 мкм, гладкие или почти гладкие, желтые.

Облигатный термофил. Хорошо растет, обильно образует конидиальное и сумчатое спороношение при 35–50 °С. Оптимальная температура развития — 40–45 °С, при 30 °С образует слабое ненормальное конидиальное спороношение и немногочисленные плодовые тела, ограниченно растет и образует только конидиальное спороношение при 55 °С; при 25 и 60 не растет.

Конидиальная стадия — *Penicillium emersonii* Stolk — Antonie van Leeuwenhoek J. Microbiol. and Serol., 1965, 31, 2: 262–276.

В компостах (Италия, США, СССР), кучах пальмовых зерен (Нигерия), почвах (Великобритания, СССР, Япония, Нидерланды).

T.byssochlamydoides Stolk et Samson (рис. 15, 16) Stud. in Mycol., 1972, 2: 45–48.

Колонии на агаризованной среде Чапека ограниченно растущие, тонкие, с обильным конидиальным спороношением, темно-желтые, на обратной стороне не окрашенные, на агаризованном пивном сусле растут более интенсивно, хлопьевидно-тяжистые, охряные, темно-желтые, светло-коричневые, на обратной стороне желто-коричневые. Плодовые тела круглые, 30–90 мкм в диам., красные, с тонким перидием, состоящие из переплетенных разветвленных гиф до 1 мкм толщ. Сумки круглые до эллиптических, 9–12,5 x 6,5–7,5 мкм. Сумкоспоры круглые до полуокруглых, 3,7–4,8 x 3,5–4 мкм, толстостенные, гладкие. Конидиеносцы отходят от субстратных и воздушных гиф, до 300 мкм дл. и 3–5 мкм толщ., гладкие, с поперечными перегородками, не окрашенные до светло-желтоватых, в верхней части с 2–8 метулями и мутовкой фиалид. Метули 11,5–15 x 2,5–3,5 мкм, расположены в верхней части конидиеносца на разном уровне. Фиалиды 10–24 x 3–3,5 мкм, одиночные или по 2–4 в мутовке. Конидии цилиндрические, 4–8 x 1–2,5 мкм, не окрашенные до светло-желтых.

Облигатный термофил, с минимальной температурой роста около 25 °C, оптимальной – 40–45, максимальной – выше 50 °C. В почве (США, Япония).

Конидиальная стадия *Paecilomyces byssochlamydoides* Stolk et Samson – Stud. in Mycol., 1972, 2: 45–48.

T.thermophilus Stolk (рис. 17) – Antonie van Leeuwenhoek J. Microbiol. and Serol., 1965, 31, 2: 268.

Колонии на мальц-агаре быстро растущие при 45 °C, образующие кловчатые до слабопучковатых конидиальных структур серо-зеленой до серо-коричневой окраски. Гифы 2–3 мкм в диам., септированные, не окрашенные. В погруженных гифах встречаются интеркалярные или терминальные вздутые клетки, напоминающие хламидоспоры, одиночные или в коротких цепочках, шаровидные до эллиптических, 3–8 мкм в диам. Конидиеносцы очень короткие, 3–30 x 2–3 мкм, со слабо вздутой до 4 мкм толщ. верхушкой, гладкие, образуются как перпендикулярные веточки воздушного мицелия. Кисточки очень разнообразны по форме, от одноярусных (*Monoverticillata*) до растопыренных (*Divaricata*).

Веточки встречаются редко. Метули 5–10 x 2–3 мкм, от 2 до 3 в кисточке. Фиалиды в очень маленьких пучках до 4 в кисточке, растопыренные, состоящие из вздутого основания, резко суженного к сравнительно длинной шейке, 7–10 x 2–2,5 мкм. Конидии яйцевидные до эллиптических, 2,5–5 x 1,5–3 мкм, гладкие. Плодовые тела не образуются на агаризованных средах, но регулярны на зерне овса при 45 °C, круглые, овальные, 400–1300 мкм в диам., несливающиеся, светло-серые. Перидий состоит из плотно переплетенных гиф, напоминает псевдопаренхиматический. Сумки круглые, округлые, 9–10 мкм в диам., в коротких цепочках. Аскоспоры линзовидные, с 2–3, иногда с большим количеством гребневидных выступов, 3,5–5 x 2,5–3,5 мкм, желтые.

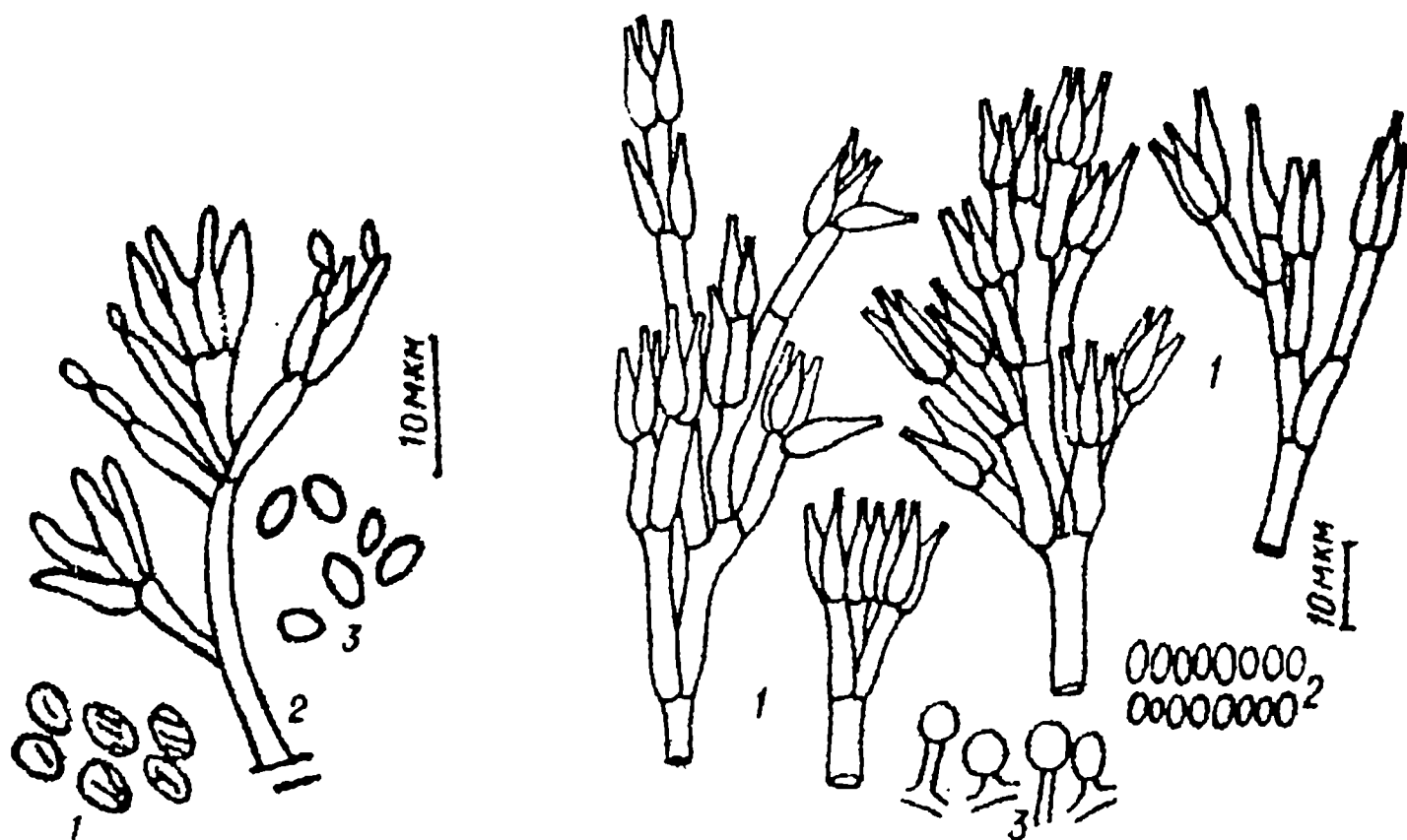


Рис. 17. *Talaromyces thermophilus* Stolk:
1 — сумкоспоры, 2 — конидиеносец, 3 — конидии

Рис. 18. *Paecilomyces leycettanus* (Evans et Stolk) Stolk, Samson et Evans — анаморфа *Talaromyces leycettanus* Evans et Stolk (no Samson, 1974):
1 — конидиеносцы, 2 — конидии, 3 — хламидоспоры

Облигатный термофил. Минимальная температура роста $25-30^{\circ}\text{C}$, оптимальная — $45-50$, максимальная — $55-60^{\circ}\text{C}$.

Конидиальная стадия — *Penicillium dupontii* Griff. et Maubl. — Bull. trim. Soc. mycol. France, 1911, 27, 1: 73.

В почвах (Италия, Великобритания, СССР, США, Япония, Нидерланды), компостах (Нидерланды, США, Великобритания, ГДР, ФРГ, СССР), воздухе (Великобритания), опереньях птиц (Япония).

T. leycettanus Evans et Stolk (рис. 18) — Trans. Brit. Mycol. Soc., 1971, 56, 1: 45–49.

Колонии на агаризованной среде Чапека очень слабо растущие, достигающие 10 мм в диам. при 40°C за 7 дней, тонкие, с погруженным вегетативным мицелием, со скудным сумчатым спороношением; на картофельно-декстрозном агаре широко распростерты, 85–90 мм в диам. при 40°C за 7 дней, в центральной части — клочковато-пучковые с обильным конидиальным спороношением, вначале светло-охряно-тускло-желтые, затем — зеленовато-желтые, бледно-желтые, коричневые до розовых, на обратной стороне коричневые до охряных, с диффузией такого же пигмента в агар, без экссудата; на мальц-агаре рост такой же. Вегетативные гифы 1–3 мкм толщ., с перегородками, гладкие, светлые. Плодовые тела мягкие, круглые, 50–225 мкм в диам., в среднем 75–160 мкм в диам., вначале белые, затем зеленовато-желтые, обильно образуются на разных агаровых средах. Перидий состоит из тонких переплетенных гиф 1–1,5 мкм толщ., не окрашенных до светло-желтоватых, в основании плодовых тел — коричневых гиф 1,5–3 мкм толщ. Сумки очень

мелкие, круглые до округлых, 6–9 (10) мкм в диам., 8-споровые, образуются в цепочках. Сумкоспоры чечевицевидные с 2–5 прерывистыми гребенчатыми выступами, 3–4 x 2–3 мкм, желтоватые до светло-оранжевых в массе.

Конидиеносцы отходят от субстратных и воздушных гиф, 80–400 мкм дл. и 1,5–3,5 мкм толщ., с поперечными перегородками, гладкие, не окрашенные или с желтовато-коричневыми включениями на стенках, в верхней части с 2–4 метулями и мутовкой фиалид. Метули 8–12 x 2–3 мкм, иногда утолщающиеся на верхушке до 4 мкм в диам. Фиалиды 10–18 x 1,5–2,5 мкм, суживающиеся к верхушке, от 3 до 6 в мутовке. Конидии эллиптические до цилиндрических, 3,5–5 x 1–1,7 (2) мкм, светлые, до светло-коричневых, образуются в длинных спутанных цепочках.

Факультативный термофил. Минимальная температура роста 18 °C, оптимальная — 40–42 и максимальная — 55 °C.

Конидиальная стадия — *Paecilomyces leycettanus* Evans et Stolk.

На поверхности каменноугольных разбогок (Великобритания).

Р о д *Thermoascus* Miehe (термоаск)

Die Selbsterhitzung des Heues, 1907: 70–73.

Плодовые тела округлые, круглые, с псевдопаренхиматическим перидием, состоящим из нескольких слоев. Сумки образуются из крючка аскогенных гиф, с быстро расплывающейся оболочкой. Сумкоспоры одноклеточные, без ростковых пор. Конидиальная стадия типа *Paecilomyces* Bain. или антеллоконидии. Термофилы.

Тип: *Thermoascus aurantiacus* Miehe (Apinis, Chesters, 1964; Apinis, 1967).

Ключ для определения видов

Сумкоспоры эллиптические, 5–7 x 3,5–5 мкм, тонкостенные, слабошероховатые, не окрашенные

. *T. aurantiacus* (термоаск оранжевый)

— Сумкоспоры овальные, 7–8 x 4,5–6 мкм, толстостенные, игловатые, светло-желтоватые до коричневых *T. crustaceus* (термоаск корковидный)

T. aurantiacus Miehe (рис. 19) — *Die Selbsterhitzung des Heues*, 1907: 70–73.

Вегетативный мицелий состоит из тонких и толстых (до 20 мкм толщ.) гиф, септированных, разветвленных, не окрашенных. Плодовые тела округлые, овальные, до 1 мм в диам., с псевдопаренхиматическим перидием, коричневые, одиночные или сгруппированы большими массами. Перидий состоит из двух слоев: внутренний образуют изодиаметральные тонкостенные не окрашенные клетки, наружный составляют большие толстостенные окрашенные клетки. Сумки развиваются в пучках, круглые до овальных, 8-споровые, 8–15 x 7–10 мкм. Сумкоспоры эллиптические (4) 5–7 x (3) 4–5 мкм, тонкостенные, слабошероховатые, не окрашенные. Конидии (антеллоконидии) булабовидные, реже веретеновидные, 12–35 x 5–10 мкм, одноклеточные или с 3 (5) перегородками, отходят от длинных или коротких веточек гиф одиночно или по 2–3.

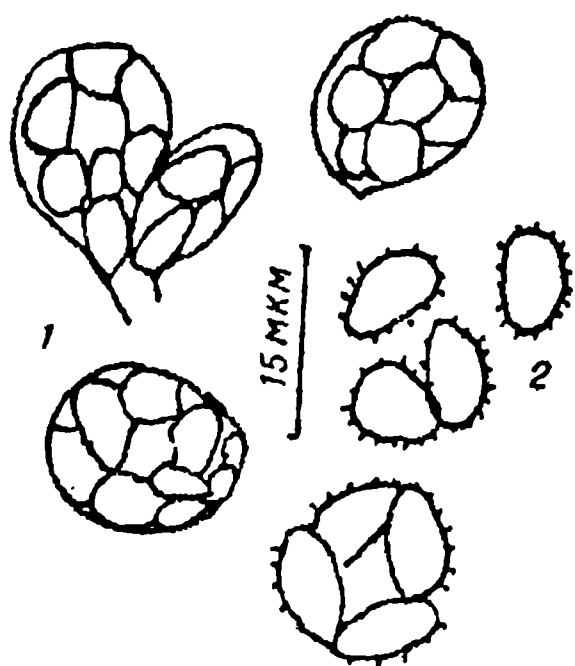


Рис. 19. *Thermoascus aurantiacus* Miede:
1 — сумки, 2 — сумкоспоры

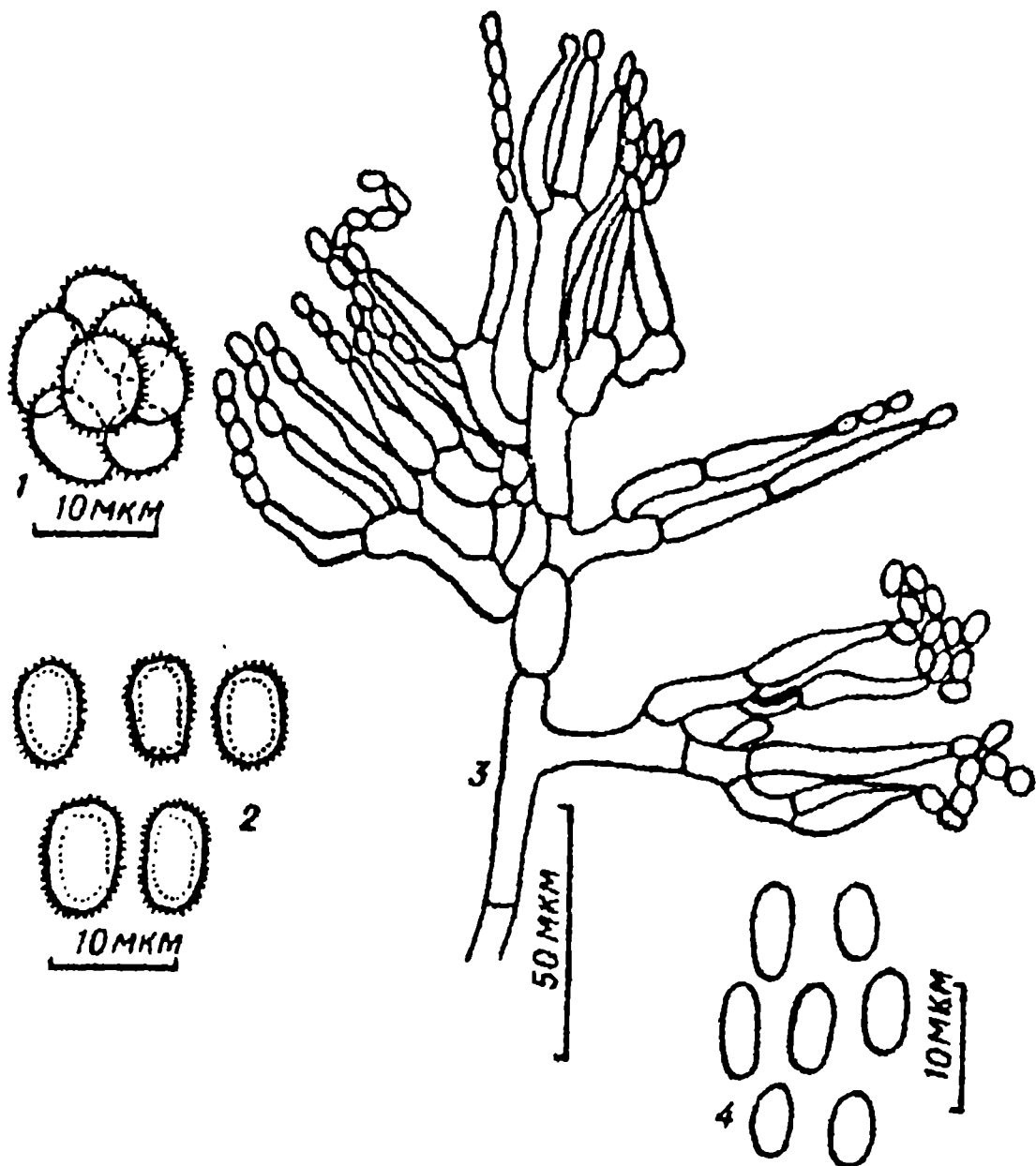


Рис. 20. *Thermoascus crustaceus* (Apinis et Chesters) Stolk (по Stolk, 1964):
1 — сумка с сумкоспорами, 2 — сумкоспоры, 3 — конидиеносец, 4 — конидии

Облигатный термофил. Мие (Miede, 1907) указывает, что сумкоспоры гриба не прорастают при 25°C в течение одной недели и даже при 30°C за 4 дня. Хорошо растет при 35°C , еще лучше при $40-45^{\circ}\text{C}$, при 50°C рост интенсивный, но сумчатое спороношение образуется позже, при 55°C рост слабый.

В самосогревающемся сене, компосте из листьев, компосте городских отбросов (ФРГ), на частично разложившихся растениях в гнездовьях аллигаторов (Австралия), в опереньях птиц (Япония), в разогревающемся торфе (СССР), в выжимках плодов масличной пальмы (Западная Нигерия), в почвах (СССР, Великобритания, Япония), в воздухе Бомбея (Индия).

T. crustaceus (Apinis et Chesters) Stolk (рис. 20, 21) — Antonie van Leeuwenhoek J. Microbiol. and Serol., 1964, 47, 3: 428.

Колонии на агаризованной среде Чапека распростерты, хлопьевидные, бороздчатые, с плодовыми телами в центральной части, светлые до светло-оранжевых, на обратной стороне желтые до оранжево-желтых. Конидиальное спороношение слабое. На агаризованном пивном сусле колонии плоские, хлопьевидные, бархатистые с обильным конидиальным спороношением, серовато-желто-коричневые, на обратной стороне светло-желто-коричневые. Гифы $2-12\text{ мкм}$ толщ., не окрашенные, с перегородками. Плодовые тела шаровидные, $300-900\text{ мкм}$ в диам., желтовато-оранжевые, окружены сеткой воздушных гиф, часто сливающиеся. Псевдопаренхиматический перидий состоит из двух слоев: внутренний слой образуют овальные клетки, $10-16 \times 8-10\text{ мкм}$, не окрашенные до светло-желтых, наружный — клетки неправильной формы, $20 \times 2-8\text{ мкм}$, желто-коричневые. Сумки образуются оди-

ночно из крючков аскогенных гиф, округлые, 13–20 x 12–15 мкм, 8-споровые. Сумкоспоры овальные до эллиптических, 6,5–8 x 4,5–6,5 мкм, толстостенные, нежноигольчатые, желтые до светло-коричневых. Конидиеносцы прямые, септированные, до 1000 мкм дл., 7–12 мкм толщ. при основании и суживающиеся к верхушке до 4–5 мкм в диам., гладкие, не окрашенные, отходят от базального мицелия или от стелющихся гиф, с нерегулярно расположенными веточками до 80 мкм дл. и 4–6 мкм толщ. Фиалиды цилиндрические, суживающиеся в длинную конидиальную шейку, 17–24 (45) x 5–6 мкм, по 2–3 в мутовке, иногда одиночные. Конидии вначале цилиндрические, 5–7 x 2–4 мкм, затем становятся эллиптическими (7–8 x 5–6,5 мкм), гладкие, в массе оливково-коричневые, в длинных расходящихся цепочках.

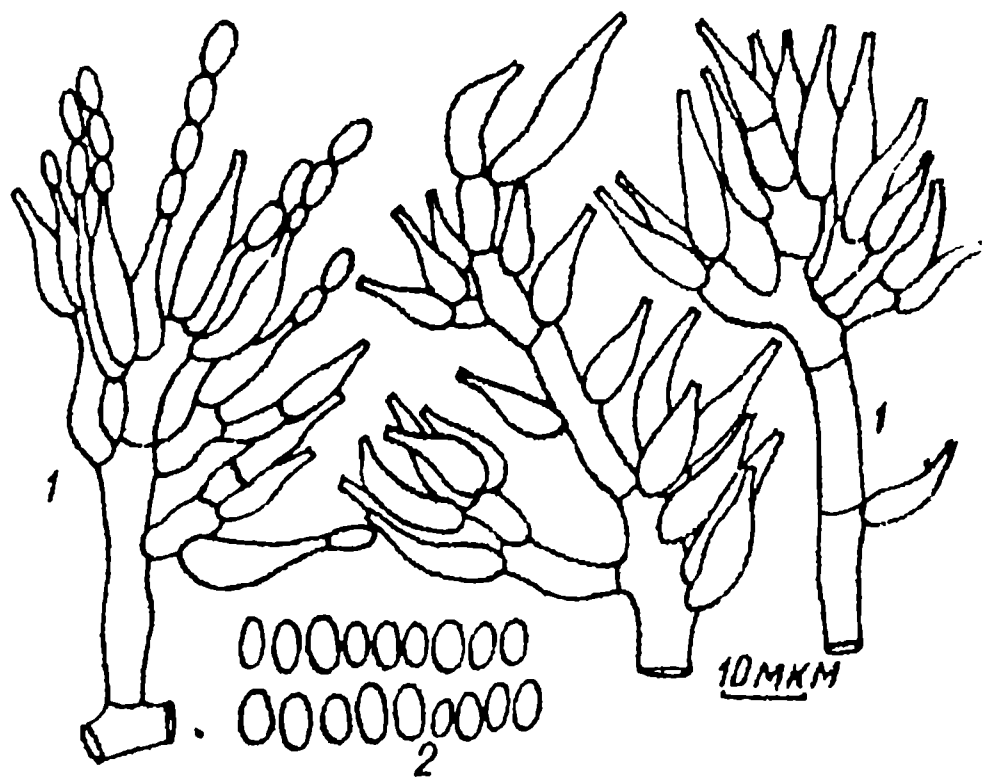


Рис. 21. *Paecilomyces crustaceus* Apinis et Chesters — анаморфа *Thermoascus crustaceus* (Apinis et Chesters) Stolk (no Samson, 1974):

1 — конидиеносцы, 2 — конидии

Облигатный термофил. Минимальная температура роста около 20 °С, оптимальная — около 37, максимальная — 55 °С.

В вымоченном кустарнике гваюлы (США), в выжимках плодов масличной пальмы (Западная Нигерия), на поверхности каменноугольных разработок и в воздухе окружающих районов (Великобритания), в почвах (Великобритания, Япония, Новая Гвинея, Папуа).

Род *Dactylomyces* Sopp (дактиломицес)

Skr. Vidensk. Selsk. Christiania, math.-nat. Kl., 1912, 11: 35.

Плодовые тела округлые, с псевдопаренхиматическим перидием. Сумки округлые, круглые, яйцевидные, 8-споровые, с быстро распыляющейся оболочкой, расположены в плодовых телах беспорядочно. Сумкоспоры одноклеточные, без ростковых пор и ростковых щелей. Конидиальное спороношение — антеллоконидии.

Тип: *Dactylomyces thermophilus* Sopp (Malloch, Cain, 1972).

D. thermophilus Sopp (дактиломицес термофильный) (рис. 22) — Skr. Vidensk. Selsk. Christiania, math.-nat. Kl., 1912, 11: 35. Син.: *Penicillium thermophilus* (Sopp) Biourge — Cellule, 1923, 33: 106; *P. thermophilus* (Sopp) Sacc. — Syll. Fung. 1931, 25, 10: 671.

Вегетативные гифы 2–15 мкм толщ., с поперечными перегородками, разветвленные, не окрашенные. Плодовые тела круглые, 150–600 мкм в диам.,

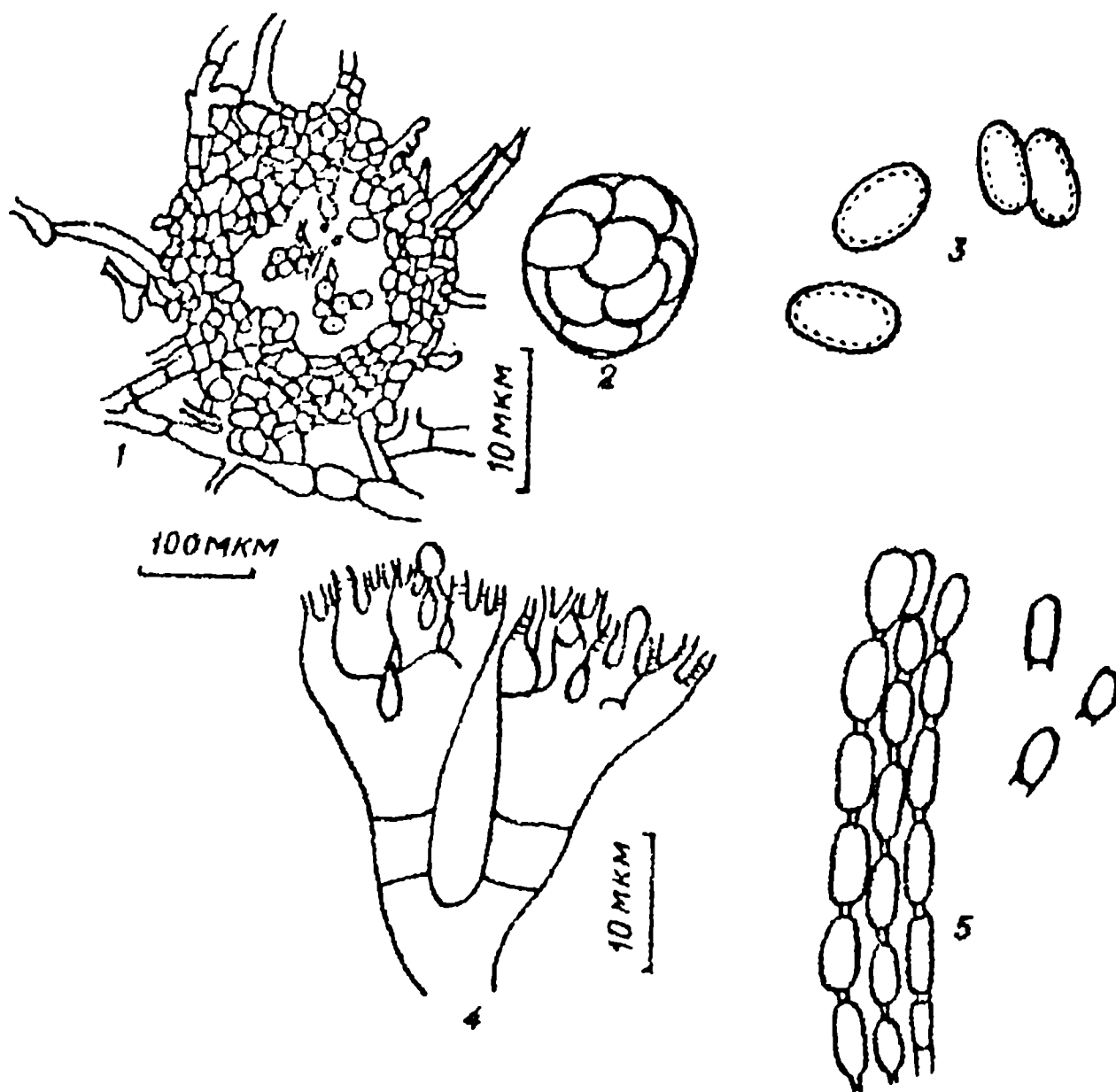


Рис. 22. *Dactylomyces thermophilus* Sopp (по Apinis, 1967):
1 — плодовое тело, 2 — сумка, 3 — сумкоспоры, 4 — конидиеносец, 5 — конидии в цепочках и одиночные

одиночные, но часто скучены в большие массы, с псевдопаренхиматическим перидием, красно-коричневые. Сумки овальные, 12–15 мкм в диам., 8-споровые. Сумкоспоры овальные, 5,5–8 x 3,5–6 мкм, гладкие, не окрашенные. Конидиальное спороношение типа *Polysporium*. Конидиеносцы отходят от стелющихся по субстрату или воздушных гиф, часто дихотомически разветвленные — до 16–32 и больше веточек. На конце каждой веточки аннеллофоры. Конидии овальные до цилиндрических, 3–11 x 2,5–5,5 мкм, гладкие, в массе желто-зеленые, в цепочках.

Облигатный термофил. Минимальная температура роста — 25 °C, оптимальная — 38–40, максимальная — 45 °C.

На кусочках сырого букового дерева (Норвегия), опилках, сружках, кусочках коры хвойных, хранящихся на целлюлозно-бумажных комбинатах (Швеция, СССР), на растительных остатках гнезд домашних птиц (Великобритания).

Семейство Monascaceae (монасковые)

Плодовые тела маленькие, на ножке с тонким твердым перидием, не окрашенные, красно-коричневые, серо-коричневые. Сумки немногочисленные, 2-, 8-споровые, с быстро расплывающейся оболочкой, рас-

положены в плодовом теле беспорядочно. Сумкоспоры одноклеточные, овальные, эллиптические, линзовидные. Конидиальное спороношение — артроконидии.

Род *Monascus* van Tieghem (монаск)

Bull. Soc. bot. France, 1884, 31: 2: 226.

Син.: *Backusia* Thirumal., Whitehead et Mathur — Mycologia, 1964, 56, 6: 813; *Xeromyces* Fraser — Proc. Linn. Soc. N.S. Wales, 1953, 78: 245.

Плодовые тела мелкие, на ножке разной длины, с одной или несколькими сумками. Перидий тонкий, состоящий из одного или двух слоев клеток. Конидиальная стадия — *Basipetospora* Cole et Kendrick.

Тип: *Monascus ruber* van Tieghem (Thirumalachar e.a., 1964; v.Arх, 1970).

M. ruber van Tieghem (монаск красный) (рис. 23) — Bull. Soc. bot. France, 1884, 31, N 2: 226. Син.: *Backusia terricola* Thirumal., Whitehead et Mathur — Mycologia, 1964, 56, 6: 813.

Колонии на картофельно-декстрозном агаре бархатистые, хлопьевидные, белые или светло-охряные. Плодовые тела маленькие, округлые, 20—69 мкм в диам., на ножке до 100 мкм дл., с твердым пленчатым перидием. Сумки круглые, 5—19 мкм в диам., 8-споровые, расположены в плодовом теле беспорядочно. Сумкоспоры овальные, линзовидные, 4,5—6 x 3—4 мкм. Конидиеносцы до 100 мкм в дл., простые, не окрашенные, в верхней части с конидиями. Конидии обратногрушевидные, у основания усеченные, 6,5—11,5 x 5,5—9,5 мкм, не окрашенные.

В почвах (Франция, Индия), на корнеплодах сахарной свеклы при хранении (СССР).

ГРУППА ПОРЯДКОВ PYRENO MYCETI IDAE (ПИРЕНОМИЦЕТОВЫЕ)

ПОРЯДОК SPHAERIALES (СФЕРИАЛЬНЫЕ)

Плодовые тела поверхностные, погруженные, полупогруженные в субстрат или строму, круглые до бутылковидных, часто с шейкой разной длины, с отверстием, окруженным волосками или отростками, или без отверстия, со светло или темно окрашенным пленчатым либо карбонатным перидием, с отростками или без них. Сумки однооболочковые, круглые, булавовидные, цилиндрические, иногда со щелью, кольцом или порой на верхнем конце, расположены в плодовом теле сплошным слоем пучками или беспорядочно. Обычно имеются парафизы. Сумкоспоры разной формы, окраски, одноклеточные, с перегородками, с ростковой порой, ростковой щелью или без них.

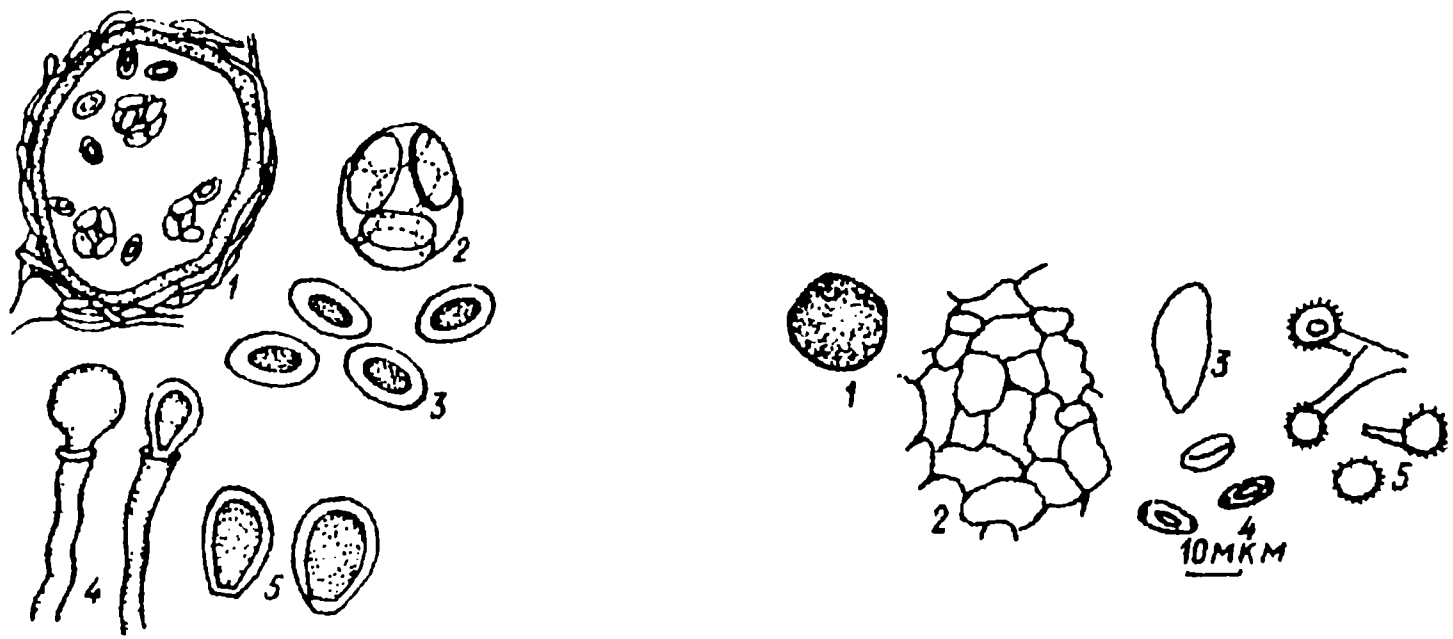


Рис. 23. *Monascus ruber* v. Tieghem (по Thirumalachar и др., 1964) :
1 — плодовое тело (х 1250), 2 — сумка, 3 — сумкоспоры (х 4500), 4 — конидиеносцы (х 2000), 5 — конидии

Рис. 24. *Corynascus sepedonium* (Emmons) Arx:
1 — плодовое тело, 2 — клетки перидия, 3 — сумка, 4 — сумкоспоры, 5 — конидии

Ключ для определения семейств

Плодовые тела без отверстия, голые или с отростками, с эпидермоидным или псевдопаренхиматическим перидием, сумки расположены беспорядочно или в пучках, без парафиз, сумкоспоры с ростковой порой, конидиальное спороношение — артроконидии, фиалоконидии, алевроконидии *Thielaviaceae* (тиелавиевые)
— Плодовые тела с отверстием или без него, с отростками на верхушке и по бокам, сумкоспоры на одном или обоих концах с остроконечными или округленными выступами и ростовой порой *Chaetomiaceae* (хетомиевые)

Семейство *Thielaviaceae* (тиелавиевые)

Плодовые тела круглые, без отверстия, голые или с отростками, не окрашенные или окрашенные, перидий псевдопаренхиматический или эпидермоидный — из плотно переплетенных гиф. Сумки округлые, эллиптические, широкобулавовидные, 4- или 8-споровые, с быстро расплывающейся оболочкой, расположены беспорядочно или в пучках. Парафизы отсутствуют. Сумкоспоры овальные, эллиптические, неправильно округлой формы, широковеретеновидные, с одной или двумя ростковыми порами, одноклеточные, окрашенные. Конидиальное спороношение — артро-, алевро-, фиалоконидии — или отсутствует.

Ключ для определения родов

1. Сумкоспоры эллиптические, широковеретеновидные, окрашенные, с ростковыми порами на обоих концах *Corynascus* (коринаск)
- Сумкоспоры с ростковыми порами на одном конце 2
2. Сумкоспоры неправильно округлой формы, овальные, эллиптические, окрашенные; конидиальное спороношение — артроконидии

..... Melanosarpus (меланокарп)
— Сумкоспоры эллиптические, веретеновидные, булавовидные, окрашенные; конидиальное спороношение типа *Acrotonium*, хламидоспоры или отсутствует
..... Thielavia (тиелавия)

Род *Corynascus* von Arx (коринаск)

Mycology, Proc. K. Ned. Akad. Wet., 1973, 76, 3: 295.

Плодовые тела маленькие, голые, с эпидермоидным перидием, без отверстия. Сумки округлые, яйцевидные, овальные, булавовидные, 8-споровые, с быстро расплывающейся оболочкой. Сумкоспоры одноклеточные, эллиптические или широковеретеновидные, коричневые, с четко выраженной порой на обоих концах. Конидиальные стадии типов *Chrysosporium* и *Myceliophthora*.

Тип: *Corynascus sepedonium* (Emmons) von Arx (Hedger, Hudson, 1970; Udagawa, Horie, 1972; von Arx, 1975).

Ключ для определения видов

Сумкоспоры эллиптические, 10,9–19 x 6–10 мкм
..... *C. sepedonium* (коринаск гниlostный)
— Сумкоспоры эллиптически веретеновидные, 20–32 x 16–23 мкм
..... *C. thermophilus* (коринаск термофильный)

C. sepedonium (Emmons) von Arx (рис. 24) — Mycology Proc. K. Ned. Akad. Wet. Ser. C., 1973, 76, 3: 292. Син.: *Thielavia sepedonium* Emmons — Bull. Torrey Bot. Club., 1932, 59, 4: 417; *Th. sepedonium* Emmons var. minor Mehrotra et Bhattachajee — Antonie van Leeuwenhoek J. Microbiol. and Serol., 1966, 32, 4: 391; *Th. lutescens* Kamyschko — Новости систематики низш. растений, 1965; 116.

Колонии на агаризованном пивном сусле войлочно-тяжистые, слабо концентрически зональные, светло-желтоватые, на обратной стороне золотисто-желтые. Плодовые тела круглые, 20–150 мкм в диам., черные, голые, с эпидермоидным перидием, состоящим из плоских клеток, 20 x 4–8 мкм. Сумки яйцевидные, 25–35 x 17–25 мкм, на короткой ножке или без нее, 8-споровые. Сумкоспоры эллиптические, 10,9–19 x 6–10 мкм, темно-коричневые, с ростковыми порами на концах. Конидиальная стадия типа *Chrysosporium*. Конидии круглые, 4–12 мкм в диам., игольчато-бугристые, в массе светло-желтые.

Факультативный термофил. Минимальная температура роста около 10°C, максимальная — 47–48, оптимальная — 38–40 °C.

В почвах (СССР, Великобритания, США, Япония, Индия), в воздухе близ каменноугольных разработок (Великобритания).

C. thermophilus (Fergus et Sinden) von Klopotek (рис. 25) — Arch. Mikrobiol., 1974, 98, 4: 366. Син.: *Thielavia thermophila* Fergus et Sinden — Can. J. Bot., 1969, 47, 10: 1635.

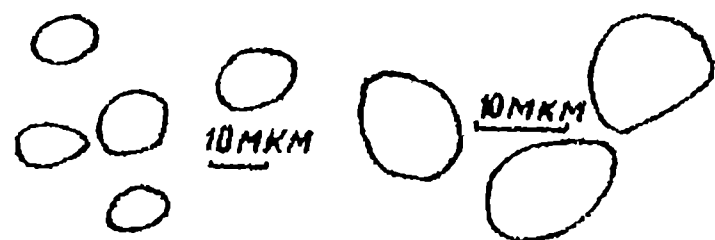
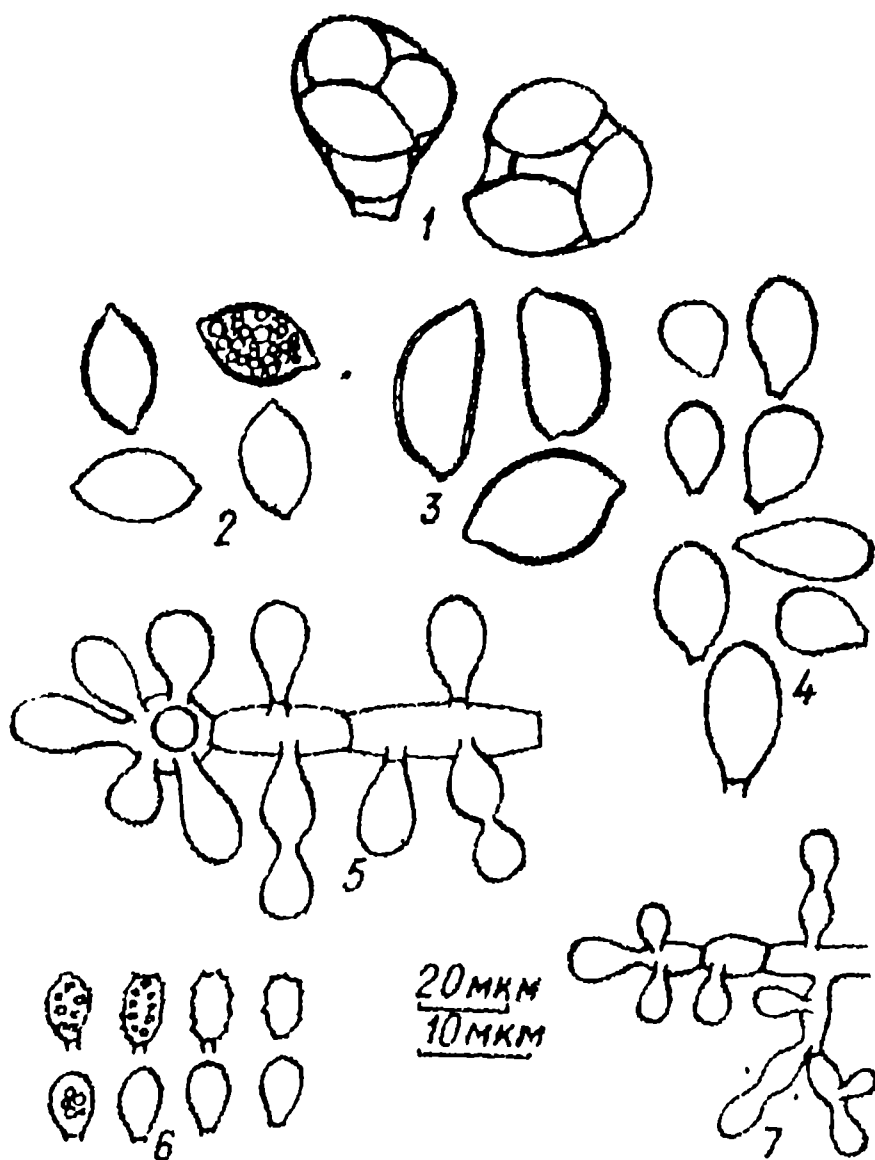


Рис. 26. *Melanocarpus albomyces* (Cooney et Emerson) v. Arx — сумкоспоры

Рис. 25. *Corynascus thermophilus* (Fergus et Sinden) v. Klopotek:

1 — сумки, 2–3 — сумкоспоры, 4–5 — конидии, 6–7 — конидии *Myceliophthora thermophila* (Apinis) Oorschot

Колонии на мучном агаре с дрожжевым экстрактом быстро растущие, достигающие 8,5 см в диам. за 4 дня при 45 °С, зернистые, затем порошащие, от белых до розово-кремовых с возрастом. Плодовые тела ок-

руглые, 150–250 мкм в диам., гладкие, черные. Сумки круглые до булаво-видных, 4-споровые. Сумкоспоры эллиптически-веретеновидные, 20–32 x 16–23 мкм, толстостенные, с ростовыми порами на обоих концах. Конидии одиночные или в пучках, терминальные или латеральные, обычно в цепочках по 2–3 конидии, овальные до грушевидных, с широким рубцом у основания, 6,5–16 x 4–8,5 мкм.

Облигатный термофил. Минимальная температура роста около 20 °С, максимальная — 56, оптимальная — 45 °С.

Конидиальная стадия — *Myceliophthora fergusii* (Klopotek) von Oorschot — Stud. in Mycol., 1980, 20: 40–42.

В почвах (СССР, Великобритания), в воздухе близ каменноугольных разработок (Великобритания), в компосте для шампиньонов (Швейцария), в компосте из пшеничной соломы (Великобритания).

Род *Melanocarpus* von Arx (меланокарп)

Stud. in Mycol., 1975, 8: 17–18.

Плодовые тела округлые, овальные, голые или покрыты не дифференцированными гифами, темные, с псевдопаренхиматическим перидием, состоящим из плоских толстостенных коричневых клеток, поверхностные. Сумки овальные или округлые, 8-споровые. Сумкоспоры эллиптические или овальные, на концах с пузыревидными выступами и с рос-

товыми порами. Конидиальное спороношение — большие одноклеточные толстостенные артроконидии.

Тип: *Melanocarpus albomyces* (Cooney et Emerson) von Arx (v. Arx, 1975).

M. albomyces (Cooney et Emerson) von Arx — Stud. in Mycol., 1975, 8: 17–18 (меланокарп беловатый) (рис. 26). Син.: *Myriococcum albomyces* Cooney et Emerson — Cooney, Emerson, Thermophilic fungi, 1964: 51–61; *Thielavia albomyces* (Cooney et Emerson) Malloch et Cain — Can. J. Bot., 1972, 50, 1: 65.

Колонии на агаризованном пивном сусле при 40 °C хлопьевидные, войлочные, белые, с разбросанными темными плодовыми телами. Гифы воздушного мицелия 2–12 мкм толщ., септированные, не окрашенные. Плодовые тела круглые, 100–300 мкм в диам., темно-коричневые до черных, с псевдопаренхиматическим перидием, состоящим из 2–3 слоев плоских клеток, 10–20 мкм шир. Сумки вначале грушевидные до неправильно продолговатых при созревании, 35–40 x 12–20 мкм, 8-споровые, тонкостенные, быстро расплывающиеся. Сумкоспоры овальные, эллиптические, овально-угловатые, округло-неравносторонние, 13–16 x 11–14 x 9–11 мкм, толстостенные, темно-коричневые, на концах с пузыревидными выступами и ростковыми порами. Артроконидии веретеновидные, цилиндрические, с усеченными концами, булавовидные с закругленной верхушкой и усеченным основанием, изредка V- или L-образные, 20–60 x 6–9 мкм, толстостенные, не окрашенные.

Облигатный термофил. Температурные границы роста от 26 до 57 °C, с оптимумом между 37 и 42. При 55 °C образуются мелкие, плотные колонии, при 57 — слабый рост. При 60 и 25 °C и экспозиции 4 дня гриб не растет.

В почвах (СССР, Великобритания, Япония), поверхностных слоях при каменноугольной разработке (Великобритания), на зернах арахиса при хранении, на ферментируемом табаке, на подстилочной соломе гнезд домашней птицы (США), в стоках мельниц (Малайзия).

Род *Thielavia* Zopf (тиелавия)

Verh. bot. Ver. Prov. Brandenburg, 1876, 18: 101. Син.: *Boothielia Lodhi et Mirza* — Mycologia, 1962, 54, 2: 217; *Thielaviella* von Arx et Tarig — Trans. Brit. Mycol. Soc., 1968, 51, 4: 611.

Плодовые тела голые или с отростками, с не окрашенным или коричневым эпидермоидным перидием, состоящим из плоских клеток, без отверстия. Сумки расположены в плодовых телах пучками, рядами или беспорядочно, 4-, 8-споровые. Сумкоспоры одноклеточные, эллиптические, веретеновидные, булавовидные, с ростковой порой на одном конце, окрашенные. Конидиальная стадия — фиалоконидии, часто хламидоспоры или отсутствует.

Тип: *Thielavia basicola* Zopf. (Booth, 1964; Horie, 1973; Malloch, Cain, 1973; Белякова, 1974; Arx, 1975; Кириленко, 1978).

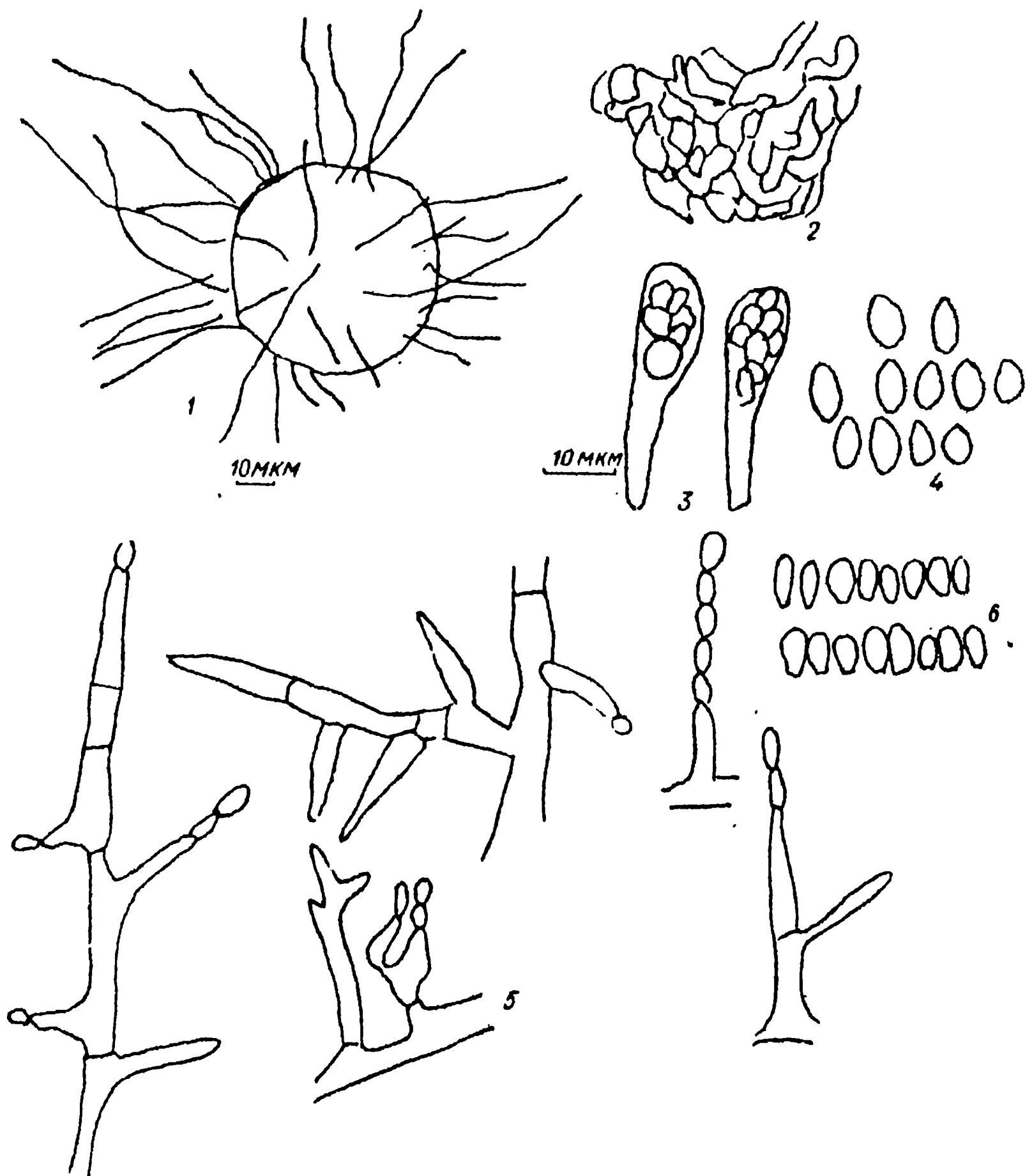


Рис. 27. *Thielavia terrestris* (Apinis) Malloch et Cain (по Samson, 1977):

1 — плодовое тело, 2 — клетки перидия, 3 — сумки, 4 — сумкоспоры, 5–6 — конидиеносцы и конидии

Th. terrestris (Apinis) Malloch et Cain (тиелавия почвенная) (рис. 27) — Can. J. Bot., 1972, 50, 1: 61–72. Син.: *Allescheria terrestris* Apinis — Nova Hedwigia, 1963, 5: 68; *Thielavia australiensis* Tansey et Jack — Can. J. Bot., 1975, 53, 1: 81–83.

Колонии быстро растущие, достигающие 7,3 см за 5 дней при 37 °C на 2 %-ном мальц-агаре, хлопьевидно-пушистые, вначале белые, с возрастом желтовато-белые, желтовато-серые, серо-желтые, светло-желтые с темно-серыми или серо-красными участками, на обратной стороне — серовато-желтые, с диффузией красно-коричневого, коричневого пигмента в агар близ центра

колонии. Гифы мицелия сенитированные, 1,0–3,5 мкм толщ., не окрашенные, у некоторых изолятов, кроме этих, толстостенные, бородавчатые, коричневые. Плодовые тела круглые, 150–359 мкм в диам., с гифальными отростками, напоминающими щетинкоподобные волоски, темно-коричневые, затем — черные, с эпидермоидным перидием, поверхностные или погруженные в агар. Сумки булавовидные, 18–25 x 7–12 мкм, 8-споровые. Сумкоспоры яйцевидные, 5,5–7,5 x 3,5–4,5 мкм, гладкие, коричневые, с ростовой порой на верхушке, иногда с пузыревидным выступом. Фиакиды простые, иногда разветвленные, 7–20 x 2–3 мкм, с поперечной перегородкой или без нее, иногда вздутые в базальной части сужены к верхушке. Конидии одноклеточные, обратнойцевидные, с усеченным основанием или почти шаровидные до продолговатых, 2,5–5,5 x 1,5–4 мкм, гладкие, не окрашенные, в цепочках до 23 штук, способных сплющиваться в головки.

Облигатный термофил. Минимальная температура роста 22 °C, оптимальная — 42–45, максимальная — 55 °C.

Конидиальная стадия — *Acremonium alabamensis* Morgan — Jones — Can. J. Bot., 1974, 52, 2: 429–431.

В почвах (СССР, Великобритания, США, Япония), в лесной подстилке и компостах коры хвойных пород (СССР), на растительных остатках в гнездах птиц (Великобритания), на поверхности пород при каменноугольной добыче и воздухе этих районов (Великобритания), на древесных щепках, стружках в штабелях на целлюлозолитических предприятиях (СССР, Швеция, Италия, Канада).

П р и м е ч а н и е. В культуру выделяется большей частью анаморфа этого гриба. Мы согласны с мнением Сэмсона и соавт. (Samson et al., 1977) о том, что анаморфой *Th. terrestris* можно считать описанный Морганом-Джонсом (Morgan-Jones, 1974) термофильный гифомицет *Acremonium alabamensis*. По данным Сэмсона и соавт. и нашим, изолятам этого гриба присуща большая вариабельность формы и размеров конидий. Среди выделенных и проверенных нами более 70 изолятов преобладали имеющие конидии обратнойцевидной формы с усеченным основанием. Только единичные изоляты имели конидии больших размеров (3,5–7,0 x 1,5–3,7 мкм) по сравнению с теми, что указаны Сэмсоном и соавт.

Семейство Chaetomiaceae (хетомиевые)

Плодовые тела круглые, эллиптические, вазоподобные, с шейкой или без нее, с отверстием или без него, с отростками на верхушке и по бокам, с толстым твердым ломким псевдопаренхиматическим перидием. Отростки простые, разветвленные, прямые, дуговидно согнутые, спирально закрученные, окрашенные. Сумки булавовидные, цилиндрические, на ножке, 4- или 8-споровые, с быстро расплывающейся оболочкой, в пучках. Парафизы имеются в ранней стадии или отсутствуют. Сумкоспоры одноклеточные, овальные, яйцевидные, эллиптические, лимоновидные, веретеновидные, заостренные на одном или на обоих концах, часто с округленными выступами на концах, с плохо заметной ростковой порой, окрашенные. Конидиальная стадия отсутствует или типа *Nodulisporium* Preuss.

Род *Chaetomium* Kunze ex Fr. (хетомий).

Syst. Mycol. 1829, 3: 225. Син.: *Bolacotricha* Berk et Br. — Ann. Nat. Hist., 1851, 12, 2: 97; *Bomerella* March — Bull. Soc. Roy. Belg., 1885, 1: 1.

Плодовые тела круглые до вазоподобных, с отверстием, с псевдопаренхиматическим ломким перидием, с ризоидами у основания, вокруг отверстия и по бокам плодового тела с отростками простыми, разветвленными, прямыми, извилистыми, крючковидными или спирально закрученными в верхней части, окрашенными. Сумки булавовидные, цилиндрические, 4- или 8-споровые, на ножке. Сумкоспоры овальные, лимоновидные, эллиптические, веретеновидные, заостренные или с округленными выступами на одном или обоих концах, гладкие, окрашенные.

Тип: *Chaetomium globosum* (Kunze ex Fr. (Palliser, 1910; Chivers, 1912; Scolko, Groves, 1948; Omvik, 1955; Ames, 1961; Udagawa, 1960; Barron et al., 1961; Smith, 1961; Сергеева, 1965; Seth, 1967, 1970; Кириленко, 1971, 1978).

Ключ для определения видов

1. Отростки простые, неразветвленные 2
- Отростки разветвленные 4
2. Отростки прямые или слегка волнистые, сумкоспоры овальные с округленными концами, 10–24 x 11–14 мкм *C. britannicum* (хетомий британский)
- Отростки прямые 3
3. Сумкоспоры эллиптические, с округленным выступом на одном конце, 9–10 x 5 мкм *C. rectopilium* (хетомий прямоволосковый)
- Сумкоспоры эллиптические или неравносторонние, слабо заостренные на обоих концах, 11–13–6–7 мкм *C. cellulolyticum* (хетомий целлюлолитический)
4. Отростки нерегулярно разветвленные, членистоколенчатые, с закрученной верхушкой, сумкоспоры эллиптические, миндалевидные, 8–11 мкм в диам. и больше 28–10 мкм *C. virginicum* (хетомий вирджинийский)
- Отростки дихотомически разветвленные 5
5. Отростки дихотомически разветвленные, плодовые тела не скучены, разбросаны в рыхлой ткани *C. thermophile* var. *dissitum* (хетомий термофильный, разновидность рассеянная)
- Плодовые тела скученные 6
6. Отростки дихотомически разветвленные, покрывают верхнюю часть плодового тела *C. thermophile* (хетомий термофильный)
- Отростки дихотомически разветвленные, покрывают всю поверхность плодового тела *C. thermophile* var. *sorghophilum* (хетомий термофильный, разновидность копрофильная).

C. britannicum Ames — Ames, A Monograph of Chaetomiaceae, 1961: 16.

Плодовые тела яйцевидные до продолговато-вазоподобных, 350–420 x x 230–260 мкм, с отростками, в нижней части — с ризоидами. Верхушечные и боковые отростки прямые или слабоволнистые, тонкие, 1,2–1,4 мкм в диам., при основании серые. Сумки булавовидные, 70 x 25 мкм, 8-споровые. Сумкоспоры неправильно овальные, 19–24 x 11–24 мкм, с округленными концами, коричневые.

Облигатный термофил. Хорошо образует плодовые тела при 47 °С.

В компосте для шампиньонов (Великобритания).

C. rectopilum Fergus et Amelung (рис. 28) — *Mycologia*, 1971, 63, 2: 1212–1217.

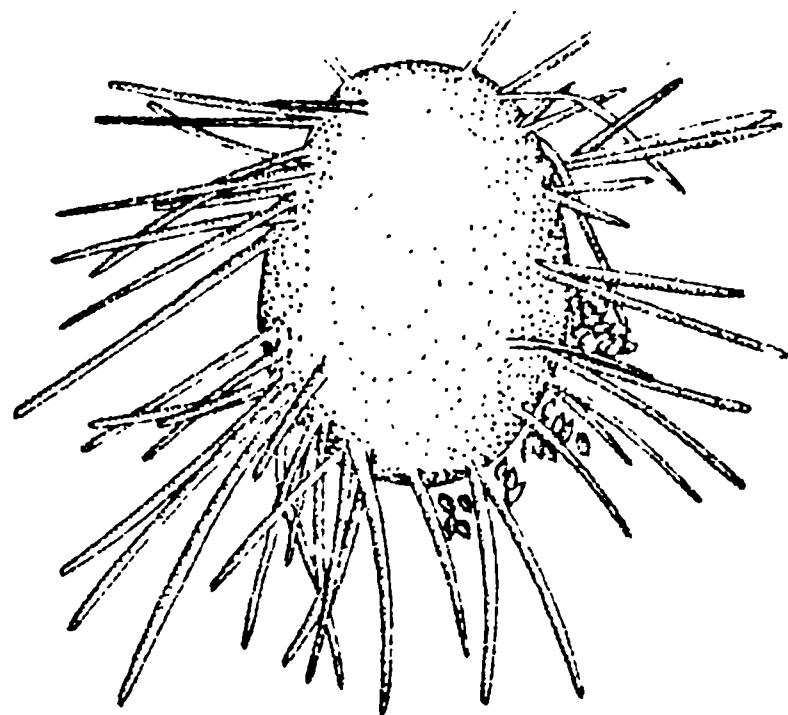


Рис. 28. *Chaetomium rectopilum* Fergus et Amelung (по Fergus, Amelung, 1971) — плодовое тело

Колонии на картофельно-малыцеллюлозном агаре при 45 °С через 7 дней паутинистые, со слабо развитым воздушным мицелием. Плодовые тела шаровидные или полушаровидные, 80–112 x 100–125 мкм, черные, с отростками. Верхушечные отростки прямые, неразветвленные, не септированные, многочисленные 300–500 x

x 2,5 мкм, гладкие, на верхушке шероховатые, коричневые. Боковые отростки прямые, не разветвленные, септированные, реже — не септированные, многочисленные, на верхушке шероховатые или точечные, 70–110 x 2,8 мкм, коричневые. Сумки булавовидные, 8-споровые, 17–25 x 10–15 мкм. Сумкоспоры эллиптические, с одним округленным выступом, 9–10 x 5 мкм, серо-коричневые.

Факультативный термофил. Растет в пределах 15–48 °С. Наиболее обильное образование плодовых тел и сумкоспор при 30, 36 и 45 °С.

В компосте из пшеничной соломы для шампиньонов (Швейцария).

C. cellulolyticum Chahal et Hawksworth (рис. 29) — *Mycologia*, 1976, 68, N 3, 600–610.

Воздушный мицелий хлопьевидно-пушистый, скудный, белый, колонии на обратной стороне не окрашенные или черные, желтые на различных средах. Гифы 3–4 мкм толщ., не окрашенные. Плодовые тела округлые до широкоэллиптических, 150–300 x 100–200 мкм, темно-коричневые, с отростками и ризоидами. Верхушечные отростки одиночные, прямые, не разветвленные, септированные, 100–125 (–150) x 2–3 мкм, нижние клетки — 3,5–5 мкм толщ., инкрустированные, коричневые, на верхушке светло-коричневые до не окрашенных, легко отламывающиеся. Боковые отростки одиночные, прямые, неразветвленные, септированные, 70–100 (–125) x 2–3 мкм, нижние клетки 3,5–4 мкм толщ., инкрустированные, коричневые, на верхушке светло-коричневые до не окрашенных. Сумки булавовидные, стебельчатые, 25–35 x 9–12 мкм, 8-споровые, в пучках, быстро расплывающиеся. Сумкоспоры эллиптические, часто неравносторонние, тоньше на верхушке, слабо заостренные на обоих концах, с одной ростовой верхушечной порой, 11–13 x 6–7 мкм, коричневые.

Факультативный термофил. Оптимальная температура роста 37 °С, при 50 °С не растет.

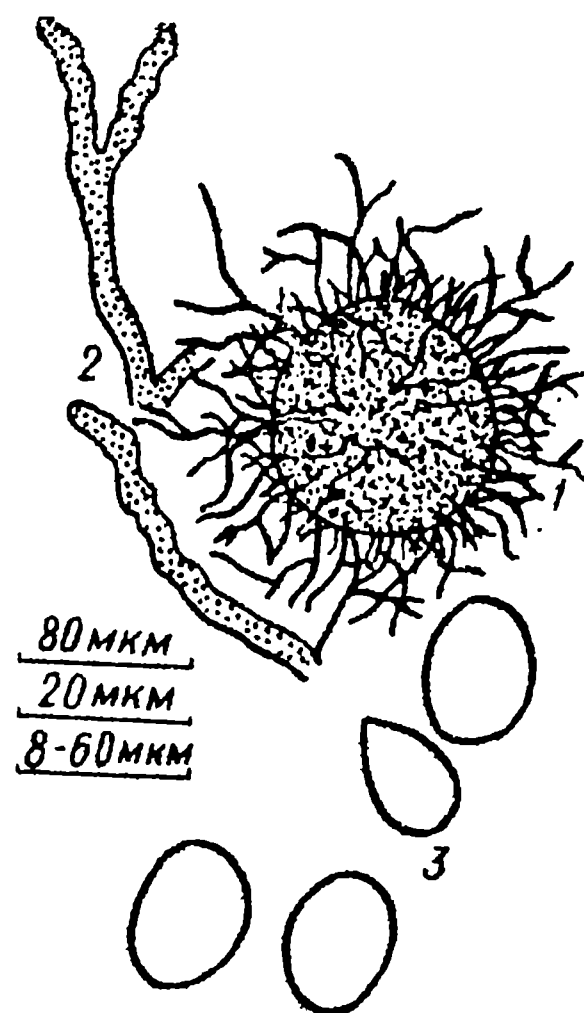
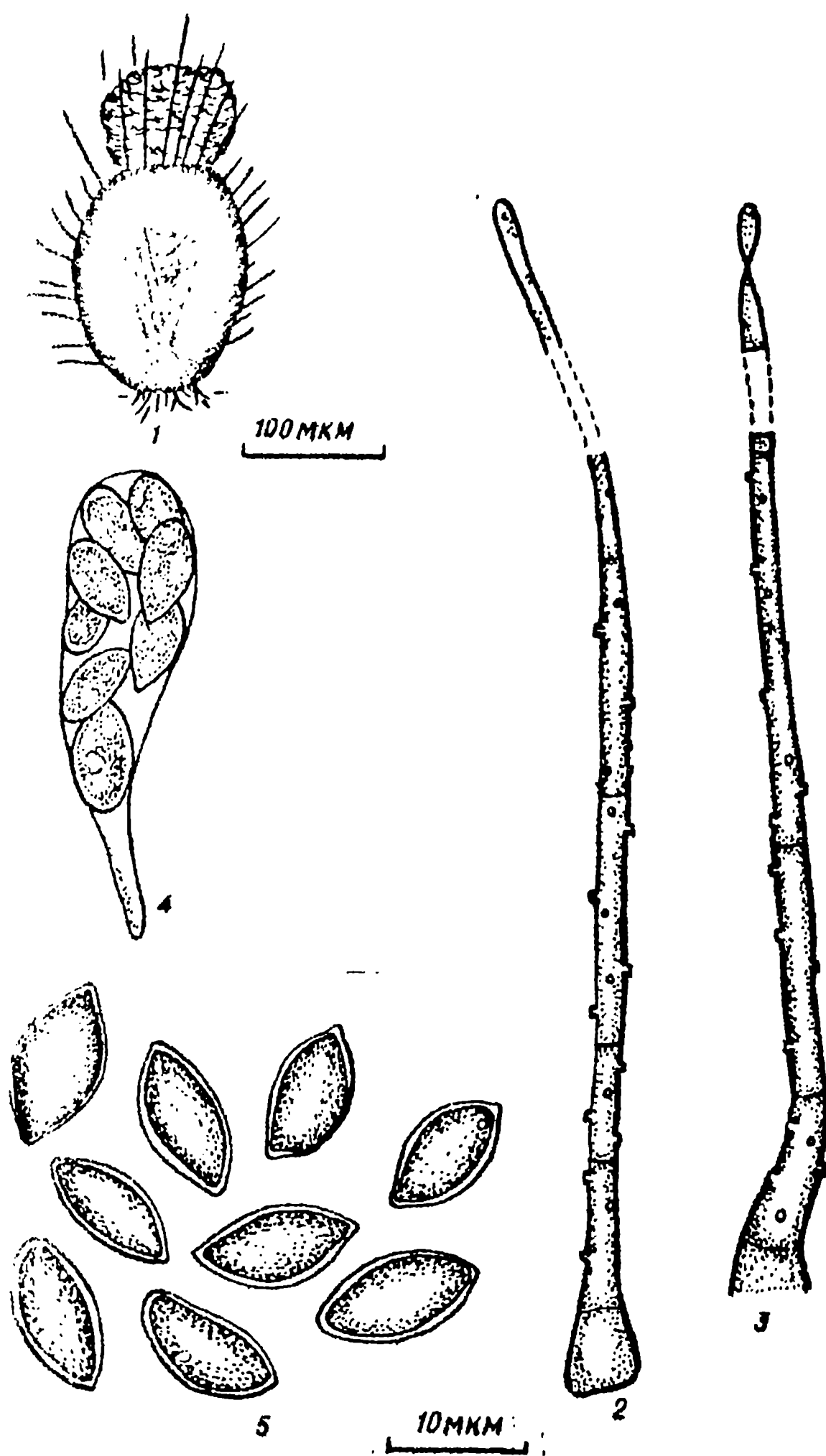


Рис. 30. *Chaetomium virginicum* Ames (Ames, 1963):

1 — плодовое тело, 2 — верхушечные отростки, 3 — сумкоспоры

Рис. 29. *Chaetomium cellulolyticum* Chahal et Hawksworth (Chahal, Hawksworth, 1976):

1 — плодовое тело, 2 — боковой отросток, 3 — верхушечный отросток, 4 — сумка, 5 — сумкоспоры

В компосте пшеничной соломы (Индия).

C. virginicum Ames (рис. 30) — Monograph of Chaetomiaceae, 1963: 43.

Плодовые тела округлые до шаровидных, 96–200(220) мкм в диам., темно-коричневые до черных, с отростками без четких ризоидов. Верхушечные и боковые отростки одинаковые, многочисленные, нерегулярно разветвленные, членистоколенчатые, 3–5(6) мкм толщ., со слабо вздутой базальной клеткой, с перегородками, слегка перетянутые у перегородок, ворсистые, коричневые, с закругленной светло-коричневой верхушкой. Сумки длинные, цилиндри-

ческие, 8-споровые. Сумкоспоры эллиптические, заостренные на одном конце, миндалевидные, 8-11 мкм, нерегулярно двурядно расположенные, большие сумкоспоры 28 x 10 мкм.

На разлагающихся листьях (США).

C.thermophile La Touche — Trans. Brit. Mycol. Soc., 1950, 33, 1: 94.

Гифы септированные, разветвленные, 2—8 мкм толщ., вначале не окрашенные, затем оливковые или коричнево-оливковые. Плодовые тела поверхностные, круглые, 75—172 мкм в диам., темно-оливковые или коричнево-оливковые, с отростками, в нижней части с ризоидами. Верхушечные и боковые отростки с частыми дихотомическими разветвлениями, 2—5 мкм толщ., гладкие до слабощероховатых, оливково-коричневые, в верхней части — почти не окрашенные. Сумки цилиндрические, редко узкобулавовидные, 8-споровые, 50—75 x 7—8 мкм. Сумкоспоры яйцевидные до круглых, с округленным выступом на одном или обоих концах, 8—10 x 7—9 мкм, темно-коричневые.

Облигатный термофил. Температурные границы роста от 27 до 58 °C, с оптимумом около 50 °C.

На разлагающейся соломе (Франция), в почвах (СССР, Великобритания, США, Япония), в компостах коры хвойных (СССР), компостах для шампиньонов (СССР, Швейцария, Великобритания), компостах городских отходов (ГДР), в помете животных, древесных щепках (Япония), в верхних пластах при каменноугольной добыче (Великобритания), воздухе Бомбея (Индия).

C.thermophile La Touche var. *dissitum* Cooney et Emerson (рис. 31) — *Thermophilic fungi*, 1964: 62—69.

Колонии на крахмально-дрожжевом агаре (YpSS-агаре) при 40 °C темно-коричневые. Гифы вначале не окрашенные, затем светло-коричневые. Плодовые тела шаровидные, полушаровидные или овальные, 60—175 мкм в диам., вначале не окрашенные, затем серовато-зеленоватые. Верхушечные отростки извилистые, дихотомически разветвленные, переплетающиеся вверху, придающие плодовым телам шерстистый вид. Боковые отростки немногочисленные, короче верхушечных. Сумки цилиндрические, 50—60 мкм дл., 8-споровые. Сумкоспоры шаровидные или полушаровидные, с одним округленным концом 6,5—9,5 мкм в диам., гладкие, оливково-коричневые.

Облигатный термофил. Растет в пределах от 27 до 58 °C, лучше — при 45—50 °C.

В соломенной подстилке для домашних птиц, лиственном опаде. (США), в верхних пластах пород при каменноугольной добыче (Великобритания), в выжимках плодов масличной пальмы (Западная Нигерия), в стоках мельниц пальмовых зерен (Малайзия), в почвах (Япония).

П р и м е ч а н и е. В отличие от *C.thermophile* La Touche плодовые тела образуются в рыхлой ткани, не сжаты, разбросаны по субстрату.

7 *C.thermophile* La Touche var. *coprophile* Cooney et Emerson (рис. 32) — *Thermophilic fungi*, 1964: 65—69.

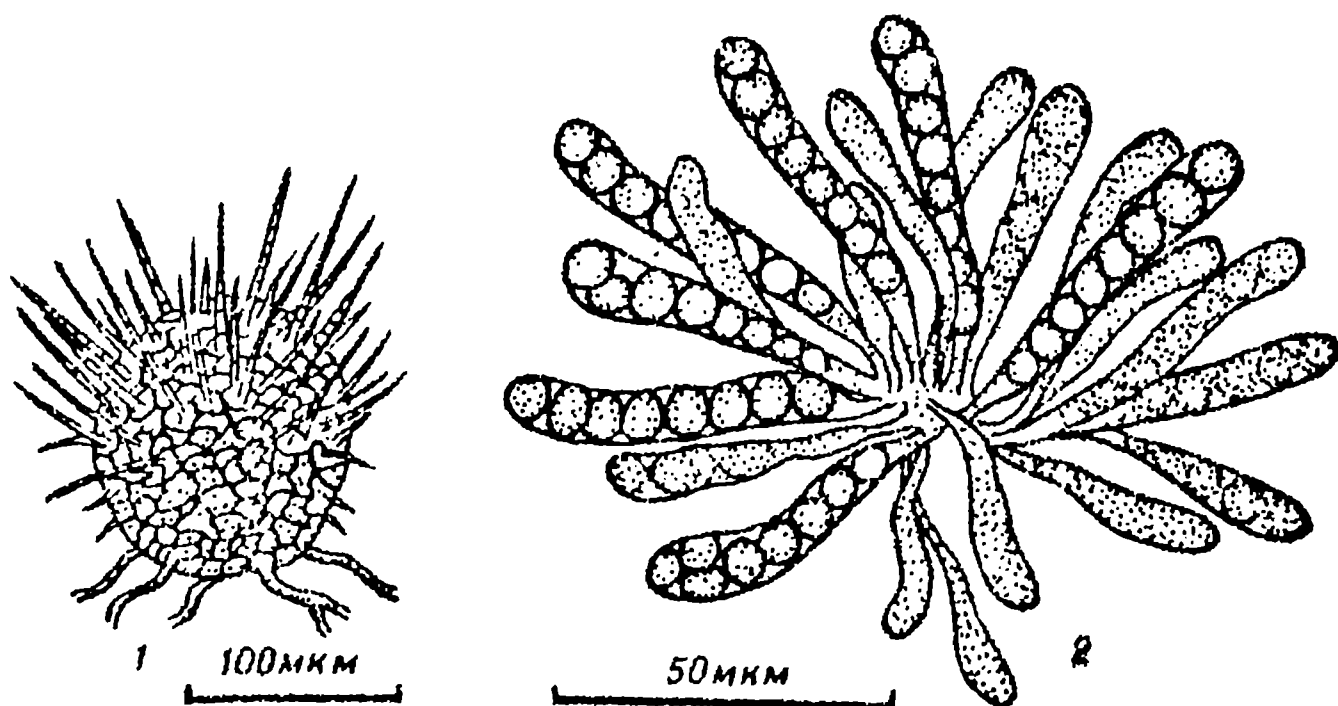


Рис. 31. *Chaetomium thermophile* La Touche var. *dissitum* Cooney et Emerson (no Cooney, Emerson, 1964):
1 — плодовое тело, 2 — сумки с сумкоспорами

Колонии на картофельно-дрожжевом агаре (YpSS-агаре) при 40 °С быстро растущие, серовато-коричневые, четко зональные. Гифы 3–8 мкм толщ., светло-коричневые. Плодовые тела 75–150 мкм в диам., густо покрытые дихотомически разветвленными, темно окрашенными отростками. Сумки короткостебельчатые и цилиндрические. Сумкоспоры шаровидные, овальные, до 8 мкм в диам., оливково- или темно-коричневые.

Облигатный термофил. Температурные границы роста от 27 до 58 °С, лучше растет при 50–55 °С.

В конском навозе и соломе (США), в различных почвах и заячьем помете (Япония), частично разложившихся растениях в гнездах аллигаторов (Австралия), в верхних пластах при каменноугольной добыче (Великобритания), в выжимках плодов масличной пальмы (Западная Нигерия).

Примечание. Отличается от *C. thermophile* и *C. thermophile* var. *dissitum* тем, что вся поверхность его плодового тела покрыта дихотомически разветвленными отростками.

КЛАСС BASYDIOMYCETES (БАЗИДИОМИЦЕТЫ)

Базидиальные грибы характеризуются образованием базидий и базидиоспор, расположенных на поверхности или внутри плодовых тел разнообразной формы и строения, или просто на мицелии, на хламидоспорах (головневые грибы), на телеитоспорах (ржавчинные грибы). Плодовые тела у некоторых представителей — в виде распростертых ровных или складчатых, тонких или толстых пленок, корочек, у более высоко организованных — с дифференциацией на стерильную и плодущую части, приподнимающиеся над субстратом, с ножкой и образованием базидий на нижней поверхности шляпки. Базидии с базидиоспорами образуют гимениальный слой плодущей части плодового тела — гименофор, в котором развиваются также сте-

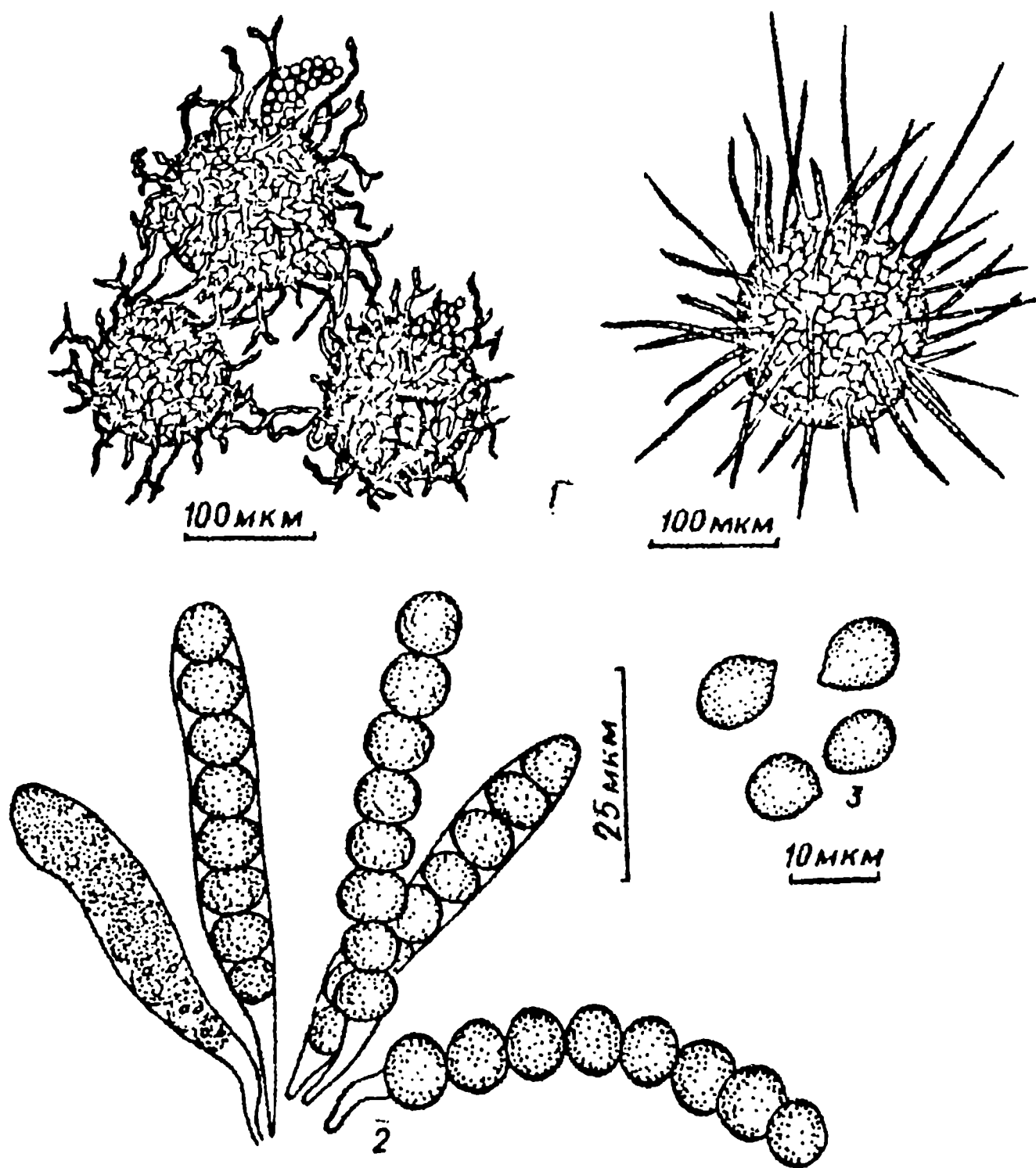


Рис. 32. *Chaetomium thermophile* La Touche var. *coprophile* Cooney et Emerson (no Cooney, Emerson, 1964):

1 — плодовые тела, 2 — сумки с сумкоспорами, 3 — сумкоспоры

рильные клетки — цистиды. Базидии одно- или многоклеточные, короткобулавовидные, цилиндрически-овальные, бесцветные или окрашенные, несущие на стеригмах 2—4, иногда больше базидиоспор. Базидиоспоры одно-клеточные, разнообразные по форме, с гладкой или структурной оболочкой, не окрашенные или различно окрашенные. Для ряда представителей известно конидиальное спороношение с образованием артроконидий, хламидоспор,

Род *Coprinus* Pers. (копринус)

Tent; Disp., 1797: 62.

Шляпки большей частью колокольчатые, при созревании расплываются, превращаясь в черную жидкость. Ножка центральная, часто полая. Пластинки тонкие, покрытые ровным гимениальным слоем, состоящим из базидий, чередующихся с парафизами. У многих видов образуются также цистиды или гипертрофированные базидии. Базидиоспоры темно окра-

шенные, в массе — черные. Общее покрывало хлопьевидное или паутинистое, иногда отсутствует.

C. delicatulus Apinis (копринус изящный) (рис. 33) — Trans. Brit. Mycol. Soc., 1965, 48: 653—656.

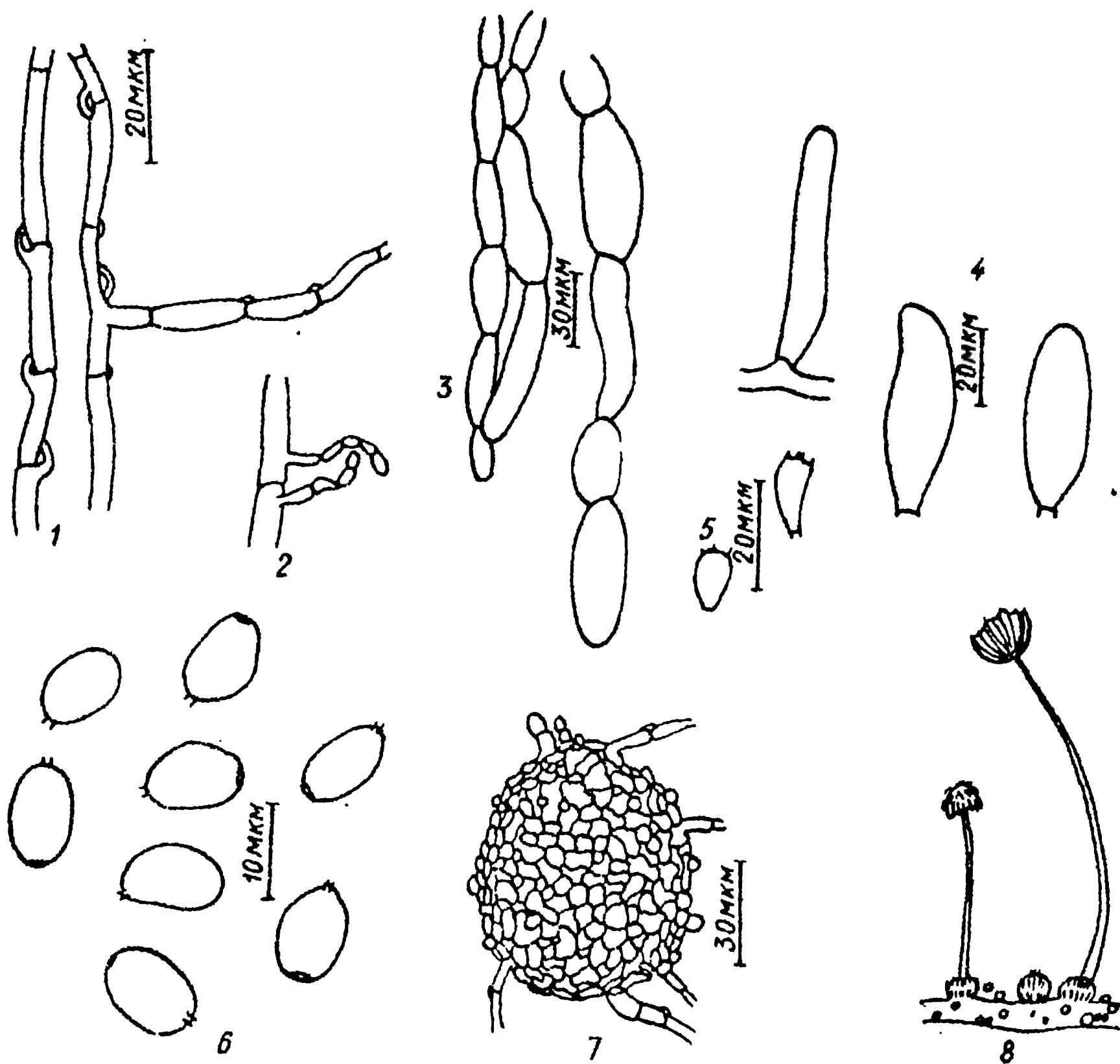


Рис. 33. *Coprinus delicatulus* Apinis (no Apinis, 1965):

1 — гифы с пряжками, 2 — оидии, 3 — волоски покрывала шляпки, 4 — цистиды, 5 — базидии, 6 — базидиоспоры, 7 — склероции, 8 — общий вид

Колонии на агаризованной почвенной вытяжке при 38 °С широко распростертые, хлопьевидно-пушистые, белые, затем серые. Гифы 2—6 мкм толщ., не окрашенные, с перегородками, с пряжками близ каждой перегородки. Отдельные короткобулавовидные разветвленные гифы образуют многочисленные, шаровидные до овальных, мелкие склероции 40—200 мкм (чаще 80—150 мкм) в диам., коричневые, придающие колонии зернистый вид и серовато-коричневую окраску. Поверхностный слой склероциев составля-

ют изодиаметрические клетки, коричневые, темнее внутренних слоев тканей, состоящих из псевдопаренхиматических, толстостенных, больших, светло-желтоватых клеток. Начало спорофора (основание ножки) — шаровидные до овальных образования, 1—3 мкм в диам., серые до коричневых или лиловых. Изящная шляпка вначале куполовидная, покрыта волосками до 2—4 мм выс., серая, затем увеличивается до 4—7 мм шир., с коричнево-серыми волосками. Клетки волосков покрывала шляпки цилиндрические, тонкие, гладкие, сжатые возле перегородок, 20—60 (—75) x 6—15 (—20) мкм, со слабо суженной конечной клеткой. Ножка очень тонкая, полая, 20—60 мм дл. и 0—0,4 (0,5) мм толщ., не окрашенная, с толстым, волосистым серым до почти сиреневого основанием 1—3 мм толщ. Пластинки немногочисленные, вначале срощенные, серые, позже — свободные, узкие, темно-коричневые. Базидии булабовидные, 2—4-споровые, 10—18 x 6—12 мкм. Цистиды булабовидные или цилиндрические, большие. Споры односторонне эллиптические, 8—12 x 5—8 мкм, с четкой ростковой порой, гладкие, непрозрачно-коричневые. Оидии образуются в культуре не часто.

Растет и спороносит в культуре при 25—40 °C.

В почвах и на растительных остатках (СССР, Великобритания).

**КЛАСС DEUTEROMYCETES (ДЕЙТЕРОМИЦЕТЫ),
ИЛИ FUNGI IMPERFECTI
(НЕСОВЕРШЕННЫЕ ГРИБЫ)**

К дейтеромицетам, или несовершенным, относятся грибы, размножающиеся посредством спор экзо- или эндогенного происхождения — конидиями. Конидии образуются в результате простой фрагментации гифы на отдельные клетки-артроконидии или на более или менее обособленных (дифференцированных) ответвлениях мицелия — конидиеносцах. У одних видов конидиеносцы расположены просто на гифах, у других они образуют так называемые спороложа или возникают в плодовых телах, снабженных оболочкой — перидием (в пикнидах или псевдопикнидах). У некоторых видов конидиеносцы срастаются в пучки (коремии).

Образование конидий происходит двумя основными способами: таллическим и бластическим. Таллические конидии (артроконидии) образуются из клеток гиф мицелия путем их сегментации, фрагментации. При бластическом типе в образовании конидий участвует часть конидиеносной клетки. При этом способе различают бластоконидии — вздутия конидиогенной клетки (они образуются в акропетальной последовательности); фиалоконидии — клеточная оболочка формируется независимо от оболочки конидиогенной клетки (они образуются обычно в базипетальной последовательности на специализированных конидиеносных клетках — фиалидах). Высшие формы, спороношения, связанные с половым процессом, отсутствуют, а многие их

представители являются конидиальными стадиями (гаплоидными) — анаморфами сумчатых, реже базидиальных. Дейтеромицеты имеют обычно хорошо развитый, септированный мицелий, число ядер в клетках которого колеблется в значительных пределах.

В последнее время предложено рассматривать несовершенные грибы не как формальный класс *Fungi imperfecti*, или *Deuteromycetes*, а как подраздел *Deuteromycotina* отдела *Eumycota*, наряду с другими подразделами — *Mastigomycotina*, *Zygomycotina*, *Ascomycotina* и *Basidiomycotina* (Ainsworth, 1971). В подразделе *Deuteromycotina* выделено 3 класса: 1) *Blastomycetes*, включающий дрожжи и дрожжеподобные формы; 2) *Hyphomycetes*, представленный мицелиальными формами с образованием конидий на гифах или скоплениях гиф либо же стерильными; 3) *Coelomycetes*, представители которого образуют конидии в пикнидах или на ложах.

Построение классификационных схем несовершенных грибов обусловлено двумя представлениями о них: 1) как искусственной группе грибов, представляющих бесполое гаплоидные стадии развития сумчатых и базидиальных грибов; 2) возможной прогрессивной эволюционной ветви развития грибов, возникшей из высших сумчатых и базидиальных грибов в результате утраты ими способности к половому размножению.

Наиболее признанной искусственной классификационной схемой несовершенных грибов как формальной группы является система П.А.Саккардо (1880), основанная на морфологических признаках. В настоящее время в связи с накоплением новых данных классификационные схемы грибов строятся с учетом их онтогенетических признаков, так как тип спорогенеза является одним из наиболее стабильных признаков.

Морфогенетическая классификационная схема разработана С.Дж.Хьюзом (Hughes, 1953) при обработке 200 видов из 136 родов гифомицетов, разделенных им на 2 больших подраздела по характеру роста конидиеносцев и на 8 секций по типу образования конидий. К.Тубаки (Tubaki, 1958, 1963), совершенствуя классификацию гифомицетов, внес дополнения в систему Хьюза и выделяет 6 основных типов спор гифомицетов (бласто-, радуло-, алевро-, фиало-, поро-, и артроспоры), относя их к 6 группам.

Гифомицеты разных экологических групп в зависимости от их морфогенетических особенностей расположены в 6 семействах 25 групп Ц.В.Субраманианом (Subramanian, 1971) в его монографии по гифомицетам Индии. Дж.Л.Бэррон (Barron, 1968), применяя систему Хьюза и Тубаки, внес некоторые дополнения и распределил известные почвенные гифомицеты на 10 секций.

Система Хьюза с некоторыми модификациями применена Ю.П.Нюкшей (1972) для экологической группы грибов, развивающихся на бумаге; система Тубаки использована И.А.Дудкой (1974) при обработке водных гифомицетов; системы Хьюза и Тубаки взяты за основу при составлении атласа родов почвенных грибов Т.С.Кириленко (1977).

Таксономии несовершенных грибов была посвящена конференция, проведенная в Канаде; в материалах конференции (1971) приведены обобщения, выводы по терминологии, принципам построения системы этих грибов. Разработана экспериментальная система *Fungi imperfecti*, в которой вместо 7–8 ранее признававшихся основных типов конидий у гифомицетов выделено 2 типа: 1) таллические, развивающиеся из всей конидиогенной клетки, и 2) бластические, которые развиваются из части конидиогенной клетки. Дальнейшее деление гифомицетов основывается на участии слоев оболочки конидиогенной клетки в образовании слоев оболочки конидии, типах развития конидиогенных клеток или конидиеносцев, типах конидиогенных локусов, расположении конидий.

С учетом онтогенеза органов спороношения среди термофильных гифомицетов можно выделить роды с таллическими голоталлическими; бластическими голобластическими и бластическими энтеробластическими фиалидными конидиями. Но так как указанные выше онтогенетические классификационные схемы разработаны для ограниченного числа представителей несовершенных грибов, недостаточно стабильны, продолжают изменяться, дополняться, совершенствоваться на основе получения новых фактических материалов (Sutton, 1980; Minter et al., 1983; Subramanian, 1983 и т.д.), в практической исследовательской работе микологов-систематиков используются преимущественно старые системы, в первую очередь система П.А.Саккардо.

Ключ для определения порядков

Конидиальное спороношение разных типов, конидиеносцы простые, разветвленные, одиночные, собранные в коремии или спородохиях *Hyphomycetales* (гифальные)
 — Конидиальное спороношение отсутствует, стерильный мицелий образует склеротии и тяжи *Mycelia sterilia* (стерильные грибницы)

Ключ для определения семейств монилиальных грибов порядка Hyphomycetales

1. Конидиеносцы простые, разветвленные, одиночные или в несросшихся пучках 2
 — Конидиеносцы образуют сросшие, плотные пучки — коремии *Stilbaceae* (коремияльные)
 2. Мицелий, конидиеносцы и конидии не окрашенные или светло окрашенные *Moniliaceae* (*Mucedinaceae*) (монилиальные)
 — Мицелий, конидиеносцы и конидии темно окрашенные, иногда мицелий и конидиеносцы бледно окрашенные, но конидии всегда темно окрашенные *Dematiaceae* (темноцветные)

Ключ для определения родов семейства Moniliaceae

1. Конидиеносцы не четко отличаются от вегетативных гиф 2
 — Конидиеносцы отличаются от вегетативных гиф, простые или разветвленные

2. Спороносные веточки дуговидно согнутые, конидии: кубовидные, продолговато-цилиндрические, образуются в результате фрагментации гиф *Malbranchea* (мальбраншея)
 -- Дуговидно согнутые спороносные веточки отсутствуют. Конидии круглые, яйцевидные, часто усеченные на нижнем конце, с рубчиком, расположены на ампуловидных вздутых на вершукке и по бокам слабо дифференцированных конидиеносцев или на гифах одиночно и в коротких цепочках *Myceliophthora* (мицелиофтора)
3. Конидиеносцы простые или слабо разветвленные 4
 -- Конидиеносцы на вершукках кисточковидно разветвленные, с мутовками стеригм (фиалид), конидии в длинных распадающихся цепочках *Penicillium* (пенициллий)
4. Конидиеносцы на вершукке со вздутием, на котором радиально расположены фиалиды в один или два ряда; конидии в цепочках *Aspergillus* (аспергилл)
 -- Конидиеносцы на вершукке без вздутия 5
5. Конидии собраны в головки или цепочки 6
 -- Конидии одиночные на зубчиках конидиеносцев или спороносных клетках 7
6. Конидиеносцы в виде простых ответвлений гиф или имеются фиалиды, одиночные, бутылковидные, удлиненные, постепенно суживающиеся к вершукке, конидии в головках или цепочках *Acronium* (акремоний)
 -- Фиалиды расположены на вершукках и вдоль основной оси простых или разветвленных конидиеносцев и прямо на гифах одиночно или в мутовках, конидии в длинных цепочках *Paecilomyces* (пециломицес)
7. Конидиеносцы на вершукке и вдоль оси с мутовками спороносных клеток на концах вздутых и с маленькими зубчиками, конидии яйцевидные, эллиптические
 *Calcarisporiella* (калькариспориела)
 -- Конидиеносцы короткие, иногда нечетко отличаются от вегетативных гиф, в верхней части с зубчиками; конидии с поперечными перегородками, цилиндрические, ните-, веретено-, булабовидные *Dactylaria* (дактилария)

Род *Malbranchea* Sacc. (мальбраншея)

Michelia, 1882, 2: 639

Мицелий бесцветный или светло окрашенный. Конидии одноклеточные, кубовидные, продолговато-цилиндрические, с усеченными концами, не окрашенные или светло окрашенные, в дуговидно согнутых цепочках, образуются в результате фрагментации вегетативных гиф.

Тип: *Malbranchea pulchella* Sacc. et Penzig (Cooney, Emerson, 1964; Sigler, Carmichael, 1976).

M. pulchella Saccardo et Penzig var. *sulfurea* (Miehe) Cooney et Emerson (мальбраншея красивая разновидность зеленовато-желтая) (рис.34) — *Thermophil. fungi.*, 1964: 93—102. Синон.: *Thermoidium sulphureum* Miehe — *Ver. dt. bot. Ges.*, 1910, 35: 510.

На глюкозо-дрожжевом агаре и агаризованной среде Чапека колонии достигают 5,2—6,0 см в диам. через неделю при 37 °С, низкокловчатые, до 1 мм выс., вначале белые, затем охряно-коричневые в центре и светло-зеленовато-желтые по краю с диффузией красного пигмента в среду. Гифы 1,5—4,5 мкм толщ. вначале не окрашенные, позже желтые. Плодущие гифы 3—4 мкм толщ., нерегулярно септированы с заметными вздутиями вблизи перегородок, до 10 мкм в диам., вершукечные части 2,0—2,6 мкм толщ.,

разветвлены, ветки образуются под прямым углом к поддерживающим гифам, концы дуговидно или петлевидно изогнуты, вначале без перегородок, позже в результате фрагментации от верхушки к основанию образуются блоковидные клетки; толстостенные клетки или группы клеток чередуются с тонкостенными, быстро разрывающимися. Конидии (артроконидии) цилиндрические, часто слегка изогнутые, 3—7 x 3—4,5 мкм, не окрашенные или светло-желтые.

Облигатный термофил. Минимальная температура 26—28 °С, оптимальная — около 45, максимальная — 55 и 57 °С.

П р и м е ч а н и е. По данным Мие (Miehe, 1910), выделенные им изоляты этого гриба очень слабо растут при 26 и 27,5 °С, лучше, но тоже слабо, при 30, быстро при 50 °С, в этом случае меньше образуется конидий, не образуются при 37 °С. Кризан (Crisan, 1959) минимальной температурой роста считает 29—30 °С, оптимальной — 45—46 и максимальной — 53 °С.

В почвах (СССР, Великобритания, Италия, США, Япония), различных компостах (СССР, ГДР, Великобритания, США), в смывах с корней и листьев растений (Великобритания), на поверхности горячих пластов при каменно-угольной разработке и воздухе этих районов (Великобритания), в воздухе Бомбея (Индия), в помете оленей (Япония).

Род *Myceliophthora* Cost. (мицелиофтора)

C.r.Hebd. Seanc. Acad. Sci, Paris, 114, 1892: 850.

Колонии распростерты, белые, светло окрашенные, светло-желтые, светло-коричневые или темно-зеленые, пушистые, шерстисто-хлопьевидные или порошистые. Гифы не окрашенные, гладкие, разветвленные. Бластоконидии терминальные или латеральные, образуются непосредственно на гифах или боковых веточках гиф, сидячие или на коротких выступах, обычно 1—4 конидии на пузыревидных вздутиях, одиночные, иногда по 2—4, полушаровидные, шаровидные, эллиптические или грушевидные, одноклеточные, с узким базальным рубчиком, почти не окрашенные, светло-желтые, светло-коричневые, шероховатые до бородавчатых.

Тип: *Myceliophthora lutea* Cost. (Oorschot, 1977, 1980).

M.hinnulea Awao et Udagawa (мицелиофтора желто-коричневая) (рис. 33). — *Mycotaxon*, 1985, 16, 2: 436—440.

Колонии на картофельно-декстрозном агаре очень быстро растущие, достигающие 7,8—8,0 см в диам. через 3 дня при 40 °С и более 8,5 см через 10 дней, почти плоские, состоящие из тонкого базального слоя вегетативного мицелия и многочисленных конидиеобразующих структур, бархатистые до более или менее хлопьевидных, вначале белые до тускло-красных или розовато-фиолетовых, затем серо-коричневые или желтовато-коричневые, край тонкий, широко погруженный, экссудат ограниченный, светлый до палево-желтого, на обратной стороне коричневые, желтовато-коричневые до серо-

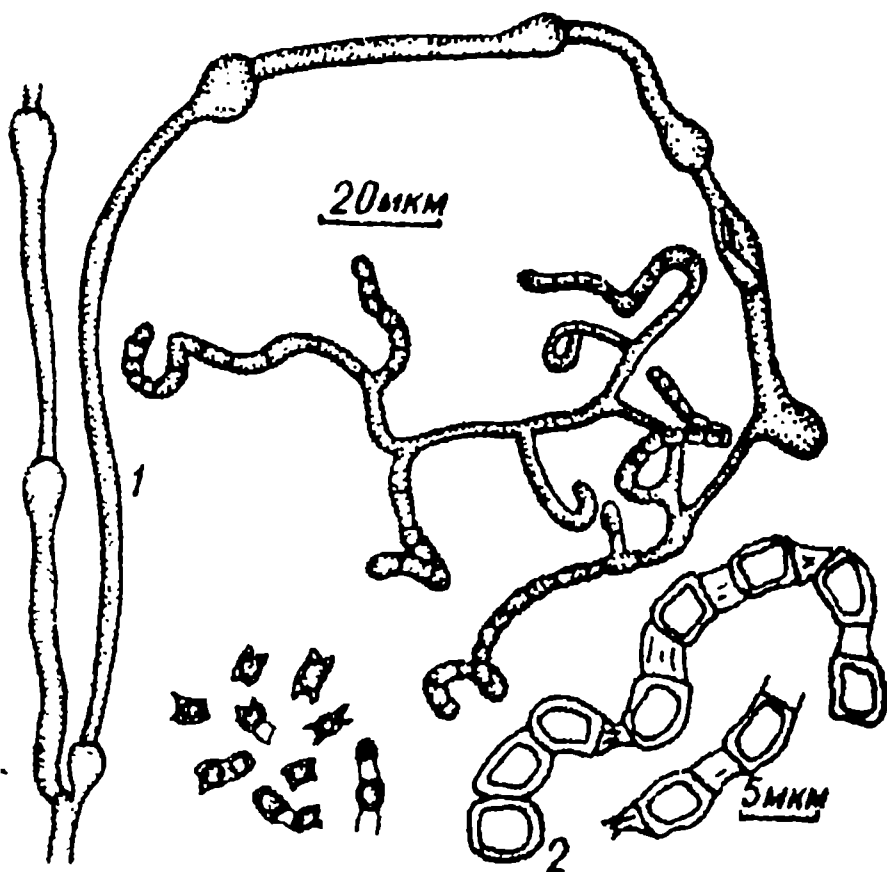


Рис. 35. *Myceliophthora hinnulea* Awao et Udagawa (по Awao, Udagawa, 1983): 1 — конидиогенные клетки, 2 — конидии

Рис. 34. *Malbranchea pulchella* Saccardo et Penzig var. *sulfurea* (Miche) Cooney et Emerson (по Cooney, Emerson, 1964): 1 — гифы мицелия с плодущими верхушками, 2 — конидии

коричневых. Гифы мицелия 1,0—5,0 (6,5) мкм толщ., септированные, разветвленные, гладкие, не

окрашенные, плодущие гифы — главным образом из воздушного мицелия, часто густо разветвленные, 1,5—3,0 мкм толщ. Конидиогенные клетки образуются терминально или латерально как боковые ветки на гифах, часто с короткими или более длинными ножками, утолщающимися терминально до ампуловидного вздутия 4,0—6,0 x 3,0—4,0 мкм. Бластоконидии округлые до овальных или грушевидных (7,0) 8,0—9,0 (12,0) x (5,0) 6,0—7,5 (10,0) мкм с узкими базальными рубчиками, вначале гладкие, не окрашенные до светло-желтоватых, затем толстостенные, бородавчатые до шиповатых, с шипиками 1,0—4,0 мкм длины, желтовато-коричневые до коричневых, образуются от 1 до 4 на ампуловидном вздутии, иногда на коротких выпячиваниях, одиночно или в коротких цепочках до 2—3.

На крахмально-дрожжевом агаре (YpSS) колонии очень быстро растущие, достигающие 7,5—7,7 см в диам. через 3 дня при 40 °С и более чем 8,5 см через 10 дней, хлопьевидные, с обильным образованием конидий на гифах базального и воздушного мицелия, вначале белые до красновато-серых или светло-фиолетовых, затем тускло-красные до серовато-коричневых или фиолетово-коричневых, экссудат более обильный в виде капель, прилегающих к мицелию, светлый до светло-желтого, на обратной стороне коричневые или умбровые. Целлюлозолитический, нечетко липолитический.

Облигатный термифил. Оптимальная температура роста 40—45 °С, максимальная — выше 50 °С.

В почве Японии.

Примечание. от *M. thermophila* аноморфы — *Thielavia heterothallica* Klopotek *M. hinnulea* отличается окраской колоний, морфологией (формой и орнаментацией) конидий, кроме того, у *M. thermophila* конидии не окрашенные. А четко бородавчато-шиповатый характер конидий *M. hinnulea* отличает его от других термофильных видов: *M. fergusii* (Klopotek) van Oorschot, аноморфы *Corynascus thermophilus* (Fergus et Sinden) Klopotek и других видов, имеющих гладкие конидии.

Род *Penicillium* Link (пенициллий)

Gesellschaft Naturforsch. Freunde Berlin, 1809, 3: 17.

Гифы вегетативного мицелия не окрашенные или светлоокрашенные. Конидиеносцы прямо стоящие, отходящие от гиф субстратного или воздушного мицелия, иногда соединены в пучки или коремии, на верхушке разветвленные, образующие кисточку, гладкие или шероховатые, не окрашенные. Кисточки по характеру ветвления симметричные и несимметричные. Конидиогенные клетки — фиалиды — расположены мутовкой прямо на верхушке конидиеносца (одномутовчатые, или моновентициллярные, кисточки) либо на метулях, расположенных также мутовкой на верхушке ножки конидиеносца (двумувчатые, или бивентициллярные, кисточки и многомувчатые, или поливентициллярные, если мутовки метуль находятся на мутовчато расположенных ответвлениях конидиеносца). Несимметричные кисточки — те, у которых мутовки метуль расположены на центральной и боковой, односторонне отходящей от конидиеносца, веточках. Конидии одноклеточные, шаровидные, яйцевидные, эллиптические до цилиндрических, гладкие, иногда шероховатые или бородавчатые, не окрашенные или в массе светло окрашенные, в длинных базипетальных цепочках. У некоторых видов образуются склероции.

Сумчатая стадия — *Eupenicillium* Ludwig, *Talaromyces* Benj., *Hamigera* Stolk et Samson.

Тип: *Penicillium expansum* Link ex Gray emend. Thom. (Raper, Thom, 1949; Пидопличко, 1972; Samson et al. 1976; Ramirez, 1982).

P. argillaceum Stolk, Evans et Nilsson (рис. 36) — пенициллий глинисто-желтый — Trans. Brit. Mycol. Soc., 1969, 53, 2: 307—311.

Колонии на агаризованной среде Чапека при 30 °C достигают 4,0—4,5 см за 2 недели, почти бархатистые, отчасти состоящие из тонкого войлочного сплетения мицелия, несущего конидиальные структуры, незональные, с перистым краем, коричневые, коричнево-желтые до серо-коричневых, на обратной стороне не окрашенные, затем желтые до розовых, без экссудата, с запахом, напоминающим сосновую смолу.

На мальц-агаре колонии широко распростерты, достигающие 6,0—6,5 см в диам. за 2 недели при 30 °C, структура и окраска такие же, как и на агаре Чапека, но спороношение обильнее, с ровным краем и винтообразным очертанием, на обратной стороне не окрашенные до серо-коричневых. Вегетативные гифы 1,5—3 мкм толщ., гладкие, не окрашенные. Конидиеносцы отходят от субстрата или как ответвления воздушных гиф, варьируют в размерах — от 60 до 400 мкм дл. и 2—3 (4) мкм толщ., с перегородками, шероховатые, реже гладкие, не окрашенные. Кисточки двухъярусно-несимметричные, отчасти состоят из сжатых мутовок, имеющих от 2 до 5 метуль, дающих пучок фиалид, но иногда развиваются длинные кисточки, состоящие из одной или двух веточек кроме главной оси. Имеются и одномутовчатые кисточки. Все элементы кисточек шероховатые, отчасти гладкие, не окрашенные. Верхушка конидиеносца в одномутовчатых кисточках большей частью вздутая. Ве-

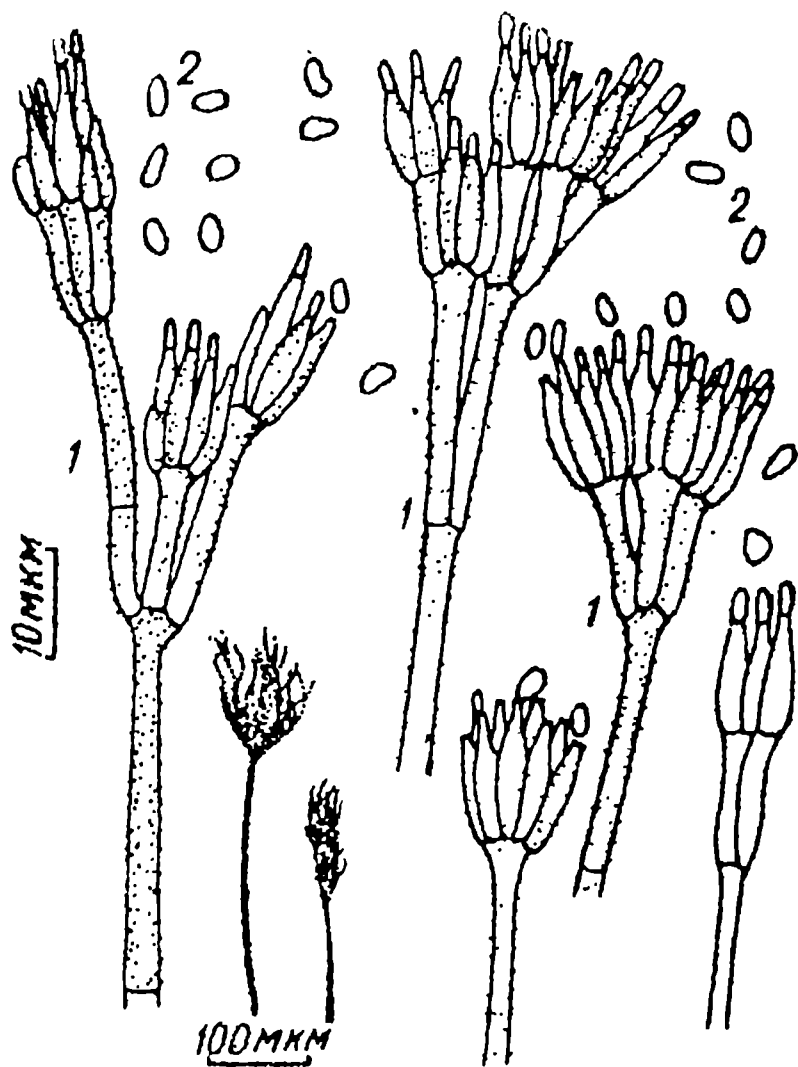


Рис. 36. *Penicillium argillaceum* Stolk, Evans et Nilsson (no Stolk et al., 1969):
1 — конидиеносцы, 2 — конидии

точки — 12–35 x 1,5–3 мкм, метули — 12–25 x 1,5–3 мкм, расширяющиеся к верхушке до 4 мкм в диам. Фиалиды — 9–14 x 1,2–2 мкм, обычно в густых пучках до 10, но в редуцированных кисточках они немногочисленны, состоят из узкого цилиндрического основания, более или менее резко суживающегося к концу, 1–2 x 1 мкм. Конидии от цилиндрических до эллиптических, обратнойцевидных, (2,5) 3–4 (4,5) x 1,2–2 мкм, гладкие, не окрашенные, в спутанных цепочках, слившихся в свободные крученые колонки.

Факультативный термофил. Минимальная температура роста около 15 °С, оптимальная — около 35, максимальная около 50 °С, при высоких температурах колонии хлопьевидно-пушистые, слабо спороносящие.

На поверхности горячих пластов при каменноугольных разработках (Великобритания) и в воздухе этих районов, на древесных щепках (Швеция), в почвах (СССР, Япония), в компостах коры хвойных (СССР).

Примечание. Шведские штаммы отличаются тонкими, почти не окрашенными на среде Чапека колониями, очень слабо спороносящими. На агаре Чапека с глюкозой вместо сахарозы спорообразование этих штаммов обильное.

Род *Aspergillus* Mich. ex Link (аспергилл)

Gesellschaft Naturforsch. Freunde Berlin, 1809, 3: 16.

Гифы вегетативного мицелия ее окрашенные или светло окрашенные. Конидиеносцы простые, не окрашенные, светло окрашенные, у отдельных видов коричневые с возрастом, на верхушке с шаро-, конусо-, груше- или булавовидным вздутием, несущим один ряд фиалид или метули с фиалидами на всей поверхности или в верхней части. Конидии одноклеточные, шаровидные, яйцевидные или эллиптические, гладкие, шероховатые или шиповатые, не окрашенные или различно окрашенные, образуются в цепочках, составляющих головку или колонку. У некоторых видов образуются склероции.

Сумчатая стадия: *Eurotium* Link ex Fr., *Emericella* Berk. et Br., *Neosartorya* Malloch et Cain, *Gymnoeurotium* Malloch et Cain, *Sporophormis* Malloch

et Cain, Harpecomyces Malloch et Cain, Hemicarpenteles Sarbh. et Elphick, Dichlaena Mont. et Durieu, Petromyces Malloch et Cain.

Тип: *Aspergillus flavus* Link (Raper, Fennell, 1965; von Arx, 1970).

Ключ для определения видов

Колонии бархатистые или пушисто-войлочные, зеленые, конидиеносцы на вершине с бутыльчатым вздутием, несущим в верхней части один ряд фиалид (одноярусные), цепочки конидий образуют колонку

. *A.fumigatus* (аспергилл дымчатый)
— Колонии белые, с возрастом кремово-желтоватые, со слабо развитым воздушным мицелием, вздутия шаровидные, несущие на всей поверхности метули с расположенными на них фиалидами (двухъярусные), цепочки конидий расположены радиально в шаровидной головке *A.candidus* (аспергилл белый)

A.fumigatus Fres. — Beetrage zur Mycologie, 1863: 81.

Колонии на среде Чапека широко распростерты, бархатистые, пушистые или войлочно-хлопьевидные, вначале белые, затем зеленые, темно-зеленые, на обратной стороне не окрашенные, желтовато-зеленоватые, с возрастом иногда красновато-коричневые. Конидиеносцы обычно густо скученные, отходят от гиф погруженного мицелия или как короткие веточки гиф воздушного мицелия, 300—500 x 5—8 мкм, часто более или менее зеленые, особенно в верхней части, с перегородками или без них, на вершине с бутыльчатым вздутием до 20—30 мкм в диам., несущим только в верхней части один ряд фиалид 5—10 x 2—3 мкм, расположенных параллельно оси конидиеносца. Конидии шаровидные, полушаровидные, 2,0—3,5 мкм, большей частью 2,5—3,0 мкм в диам., мелкошиповатые, в массе темно-зеленые. Цепочки конидий образуют компактные колонки 400 x 50 мкм.

Факультативный термофил. Растет в широких пределах температур — от 12 до 55 °C; с оптимумом для роста 37—43 °C.

Очень широко и повсеместно распространен, на различных субстратах.

A.candidus. Link—Gesellschaft Naturforsch. Freunde Berlin, 1809, 3: 6.

Колонии на агаре Чапека медленно растущие, достигающие 1,5—3,0 см за 2 недели при температуре 24—26 °C, тонкие, со слабо развитым воздушным мицелием, белые, с возрастом желтовато-кремовые, на обратной стороне окрашенные, без экссудата и запаха. Некоторые штаммы образуют темно-красные до черных склероцины. Конидиеносцы до 1 мм (и более) выс., 5—20 мкм толщ., с толстой, гладкой оболочкой, бесцветные до светло-желтоватых с возрастом у некоторых штаммов, вздутия шаровидные до полушаровидных, 10—50 мкм в диам., на всей своей поверхности несущие метули с фиалидами (двухъярусные). Метули неодинаковых размеров у разных изолятов, в разных головках и в одной головке, при различных условиях выращивания, 5—30 x 2,5—10 мкм, иногда с поперечной перегородкой; фиалиды 5—8 x 2—3 мкм. Конидии шаровидные, полушаровидные, у некоторых штаммов до эллиптических, 2,5—4,0 мкм, тонкостенные, гладкие, не окрашенные. Головки белые, шаровидные, радиальные, иногда несколько удлинённые, варьируют у одной и той же культуры от 100 до 300 мкм в диам.

Факультативный термофил. Минимальная температура роста 10–15 °С, оптимальная — 45–50, максимальная — 50–55 °С.

На различных субстратах, в почве — повсеместно.

Род *Acremonium* Link: Fr.

(акремоний)

Mag. Ges. naturf. Fr. Berlin, 1809, 3: 15.

Колонии обычно медленно растущие, гифы тонкие, не окрашенные. Конидиеносцы нечетко отличаются от вегетативных гиф, или отсутствуют и тогда фиалиды расположены непосредственно на гифах. Фиалиды бутылковидные, удлинённые, к верхушке суживаются. Конидии одноклеточные, не окрашенные, иногда светло окрашенные, в цепочках или в головках.

Сумчатая стадия: *Emericella* var *Beyma*, *Thielavia* Zopf, *Nectria* Fr.

Тип: *Acremonium alternatum* Link per Gray (Gams, 1971).

Ключ для определения видов

Конидии эллиптические, с округленными концами, 3–4 x 1,3–1,7 мкм, хламидоспоры не образуются

. *A. thermophilum* (акремоний термофильный)

– Конидии эллиптические, со слабо заостренным концом, 5–6,5 x 1,7–2,5 мкм, хламидоспоры обильно образуются

. *A. flavum* (акремоний желтый)

A. thermophilum W.Gams et Lacey (рис. 37) — Trans. Brit. Mycol. Soc., 1972, 59, 3 : 519–522.

Колонии на 2 %-ном мальц-агаре достигают 16–20 мм за 6 дней при 37 °С, мучнистые, светло-желтовато-коричневые до светло-коричневых, в центре — с темными секторами, на обратной стороне — светло-коричневые, с дрожжеподобным запахом. Гифы субстратного мицелия отчасти с пигментированными, нерегулярно инкрустированными стенками. Конидиеносцы разветвленные, вертициллоподобные, с базальными клетками толстостенными, нерегулярно инкрустированными, бородавчатыми, 2–3 мкм толщ. Фиалиды шиловидные, 18–38 мкм дл., суживающиеся, от 1,5–2,0 мкм при основании до 0,8–1,3 мкм на верхушке, с четким, длинным, узким тонким воротничком, со слабым утолщением его внутренних стенок, иногда пролиферирующие. Конидии эллиптические, с симметрично округленными концами, 3,0–4,0 x 1,3–1,7 мкм, соотношение длины к ширине 2,0–2,8. Хламидоспоры отсутствуют. По типу ветвления и толстостенным конидиеносцам вид отнесен к секции *Nectrioidea*.

Факультативный термофил. Медленно но хорошо растет при 20 °С, очень хорошо — между 25 и 40 °С, слабо — при 45 и очень слабо при 47 °С.

В почвах (СССР), кучах самосогревающегося сахарного тростника (Тринидад).

A. flavum W.Gams (рис. 38) — Trans. Brit. Mycol. Soc., 1972, 59, 3: 519–522.

Колонии на 2 %-ном мальц-агаре достигают 13–17 мм за 6 дней при

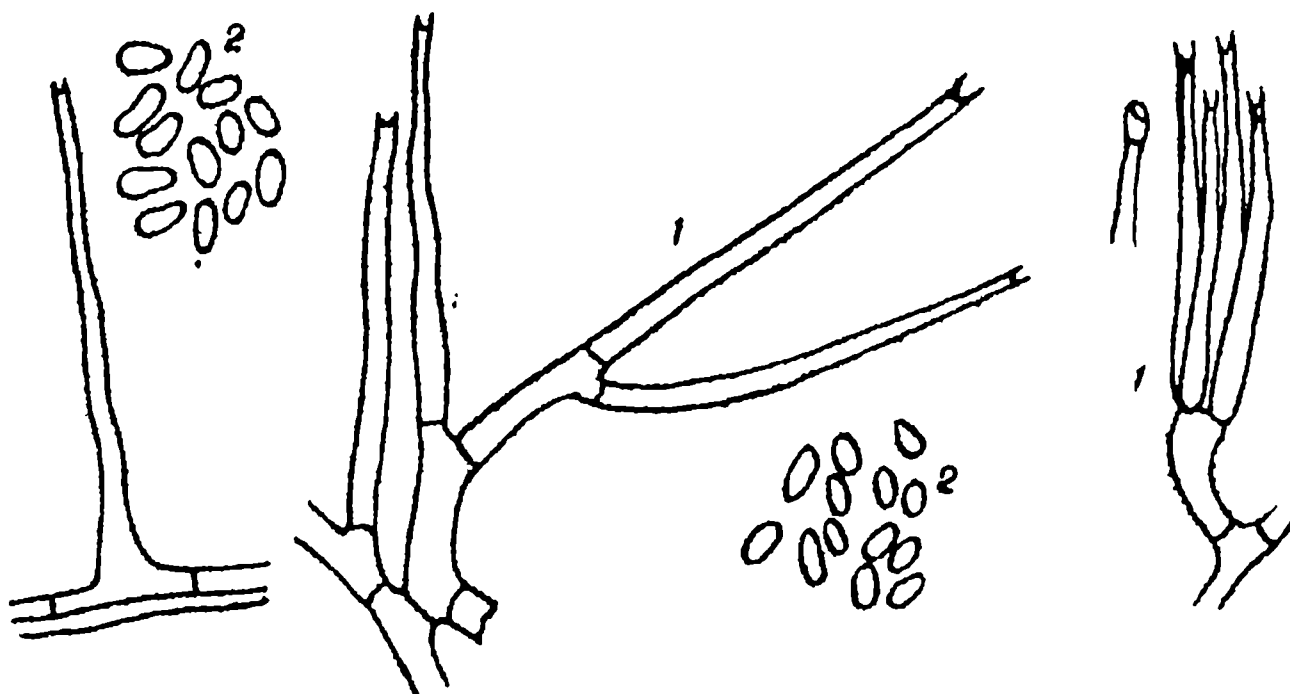


Рис. 37. *Acremonium thermophilum* W.Gams et Lacey (по Gams, Lacey, 1972):

1 — конидиеносцы, 2 — конидии, х 1000

28 °С. Воздушный мицелий скудный, хлопьевидный, белый. Субстратные гифы и агар интенсивно-желтые. Конидиеносцы, если имеются, разветвлены, иногда окрашены, бородавчато инкрустированы при основании. Фиалиды 40–70 мкм длины, постепенно суживающиеся от 2,0–2,7 до 0,7–1,3 мкм, иногда с вторичной перегородкой, на верхушке с четким воротничком. Конидии эллиптические, иногда слабо изогнутые, со слабо заостренным основанием. 5,0–6,5 х 1,7–2,5 мкм, соотношение длины к ширине — 2–3. В старых культурах обильно образуются толстостенные, не окрашенные хламидоспоры, 5–7 мкм толщ., расположенные цепочками. При 40 °С наблюдается превращение конидий в хламидоспоры. Принадлежит к секции *Nectrioidea*. Близок к *A. chrysogenum*, но его рост недрожжеподобный, обильно образует хламидоспоры, термотолерантный.

Факультативный термофил. Хорошо растет при 20 °С, оптимальная температура между 28 и 37 °С, более пигментирован при 28 °С. Рост и пигментация уменьшаются при 41 °С и прекращаются при 45.

В сельскохозяйственных почвах (ФРГ, Нидерланды), в самосогревающемся городском компосте (ФРГ).

Род *Paezilomyces* Bainier (п е ц и л о м и ц е с)

Bull. trimest. Soc. Mycol. Fr., 1907, 23: 26.

Гифы вегетативного мицелия не окрашенные до светло-желтоватых, гладкие, септированные. Конидиеносцы простые или мутовчато разветвленные, образующие на верхушке и вдоль оси мутовки конидиогенных клеток (фиалид), иногда расположенных одиночно на гифах. Фиалиды обычно расширены при основании, часто резко суживаются и образуют длинную четко выраженную шейку. Конидии одноклеточные, редко двуклеточные, яйцевидные, шаровидные, цилиндрические, веретеновидные, гладкие или мелкошиповатые, не окрашенные или светло окрашенные, в сухих, расходящихся или запутанных базипетальных цепочках. Хламидоспоры, если

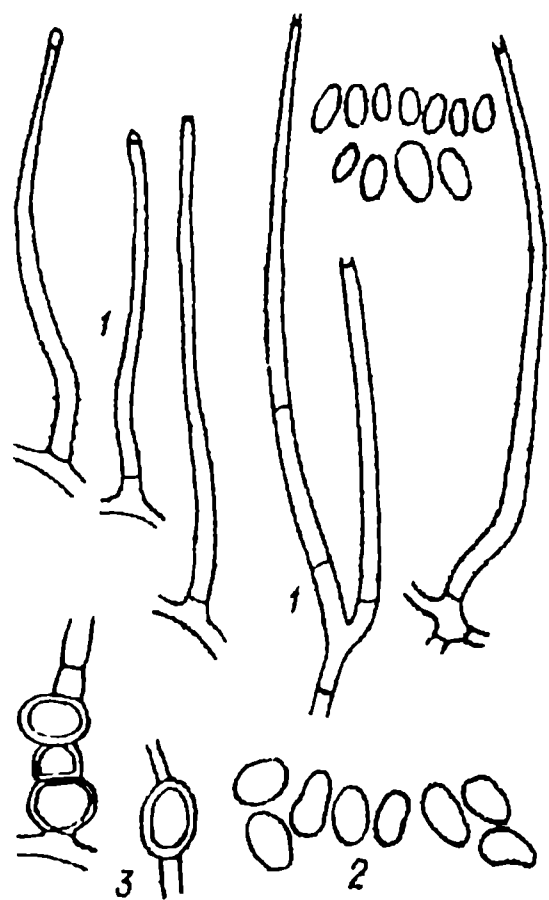


Рис. 38. *Acremonium flavum* W.Gams (по Gams, Lacey, 1972):
1 — фиалиды, конидии, 2 —
вздутые конидии при 40 °C
3 — хламидоспоры

имеются, обычно толстостенные, гладкие или шероховатые, образуются одиночно или в коротких цепочках.

Сумчатая стадия: *Byssochlamys* Westling, *Talaromyces* Benjamin, *Thermoascus* Miehe.

Тип: *Paecilomyces variotii* Bainier (Brown, Smith, 1957; Samson, 1974).

Ключ для определения видов

Колонии желтые, желто-коричневые, оливково-коричневые, хлопьевидно-тяжистые до порошистых, конидии разнообразные по форме и размерам — от округлых до широкоэллиптических, 3,2–5,0 x 2,0–4,0 мкм, до 3,5–1,5 x 2,0–5,0 мкм *P. variotii* (пециломицес изменчивый).
— Колонии белые, хлопьевидные, конидии эллипсоидные до цилиндрических, 3,5–4,0 x 1,7–2,0 мкм *P. puntonii* (пециломицес Пунтони):

P. variotii Bainier (рис. 39) — Bull. trimest. Soc. Mycol. Fr., 1907, 37: 26. Син.: *Penicillium variotii* (Bain) Sacc. — Syll. Fung., 11913, 22:

1273; *Spicaria divaricata* (Thom) Gilman et Ebbott — Iowa St. Coll. J. Sci., 1929, 1: 301; *Corollium dermatophagum* Sopp — Videnskapsselskap. Skrifter Kristiania, Math. Nat. KC., 1912, 11: 99; *Paecilomyces mandshuricus* (Saito) Thom — Penicillia, 1930: 550; *Penicillium arenarium* — Шапошников, Мантейфель. — Тр. Моск. химико-фармацевт. Ин-та, 1923, 5: 3; *Paecilomyces aureus* — *cinnamomeus* (Biourge) Thom — The Penicillia, 1930: 547; *Spicaria taurica* — Наумов, Кирьялова. — Тр. Ереван. Ин-та ботаники, 1934, 2: 363; *Paecilomyces maximus* Ram — Nova Hedwigia, 1968, 16: 308; *Paecilomyces indicus* Rai, Tewari et Mukeerjiy — Mycopathol. et Mycol. Appl., 1969, 38: 25.

Колонии быстро растущие, достигающие 8 см через 14 дней при 25 °C на мальц-агаре, хлопьевидные, пучковато-порошистые, желтовато-оливковые, оливково-коричневые, на обратной стороне желтые, желтовато-коричневые, темно-коричневые до почти черных, с не окрашенными каплями экссудата или без них, со сладковато-ароматным запахом. Гифы вегетативного мицелия 3,5–5,5 мкм толщ., гладкие, толстостенные, не окрашенные, иногда зернистые, погруженные гифы со вздутиями до 20 мкм. Конидиеносцы 35–90 x 3,5–7,0 мкм, иногда 150 мкм в дл., гладкие, слабошероховатые или зернистые, состоят из густого пучка мутовчато или неправильно разветвленных веточек, несущих от 2 до 7 фиалид каждая. Фиалиды одиночные или в мутовках, 12–20 x 2,5–5,0 мкм, иногда до 35 мкм дл., в нижней части цилиндрические или эллипсоидные, суживающиеся резко в длинную, цилиндрическую, 1,0–2,0 мкм толщ. шейку, иногда пролиферирующие. Конидии округлые, эллиптические до цилиндрических, булавовидных, 3,2–5,0 x 2,0–4,0 мкм, у некоторых штаммов 3,5–15,0 x 2,0–5,0 мкм. Хламидоспоры шаровидные

до грушевидных, 4,0—10,0 мкм, толстостенные, гладкие или слабошероховатые, коричневые до темно-коричневых, одиночные или в коротких цепочках.

Факультативный термофил. Минимальная температура роста около 5 °С, оптимальная — 35—40, максимальная — 50 °С.

Широко и повсеместно распространен — в почве, воздухе, компостах, на различных растительных субстратах.

P.puntonii (Vuill.) Nannizi (рис. 40) — Trans. Micopatolomata, 1934, 4: 245. Син.: *Correrhropsis puntonii* Vuill. — C. r. hebd. Seanc. Acad. Sci., Paris, 1930, 190: 1334.

Колонии быстро растущие, достигающие 4,5 см за 14 дней роста при 25 °С на мальц-агаре, густо-войлочно-хлопьевидные, белые. Гифы вегетативного мицелия около 4,0 мкм толщ., гладкие, не окрашенные. Конидиеносцы отходят от воздушных гиф, состоят из мутовчато разветвленных веточек, несущих мутовки (по 2—3) фиалид. Фиалиды образуются и одиночно на гифах воздушного мицелия, 8,5—20,0 x 1,7—2,3 мкм, состоят из цилиндрической нижней части, суживающейся в тонкую шейку 0,5—0,9 мкм толщ. Конидии эллипсоидные до цилиндрических, гладкие, не окрашенные, образуются в сухих спутанных цепочках или в рыхлых головках с возрастом. Хламидоспоры обильно образуются, округлые до грушевидных до 10 мкм в диам., толстостенные, коричневые.

Облигатный термофил. Минимальная температура роста выше 30 °С, максимальная — выше 50.

Распространен не широко, встречается на различных субстратах.

Род *Calcarisporiella* de Hoog (калькариспориелла)

Stud. in Mycol., 1974, 7: 68—70.

Гифы вегетативного мицелия тонкие, часто извилистые, гладкие, не окрашенные. Конидиогенные клетки образуются из не дифференцированных гиф и состоят из вздутой нижней части, узкой шейки и небольшой группы цилиндрических зубчиков на верхушке, несущих конидии. Конидии одноклеточные, яйцевидные до эллиптических, с округленным основанием, гладкие, не окрашенные. Сумчатая стадия не отмечена.

Тип: *Calcarisporiella thermophila* (Evans) de Hoog — Stud. in Mycol., 1974, 7: 68—70.

C.thermophila (Evans) de Hoog (рис. 41) — Stud. in Mycol., 1974, 7: 68—70 (калькариспориелла термофильная). Син.: *Calcarisporium thermophilum* — Evans — Trans. Brit. Mycol. Soc., 1970, 57: 247.

Колонии на картофельно-морковном агаре достигают 20 мм за 10 дней при 30 °С, хлопьевидные, до 4 мм выс., белые, на обратной стороне не окрашенные или светло-желтоватые, иногда с розовым экссудатом, без запаха. Гифы субстратного мицелия тонкие, 2—5 мкм толщ., гладкие, часто волнистые или спирально изогнутые, гладкие, не окрашенные. Гифы воздушного мицелия обычно тоньше. Конидиогенные клетки разбросаны или сгущены,

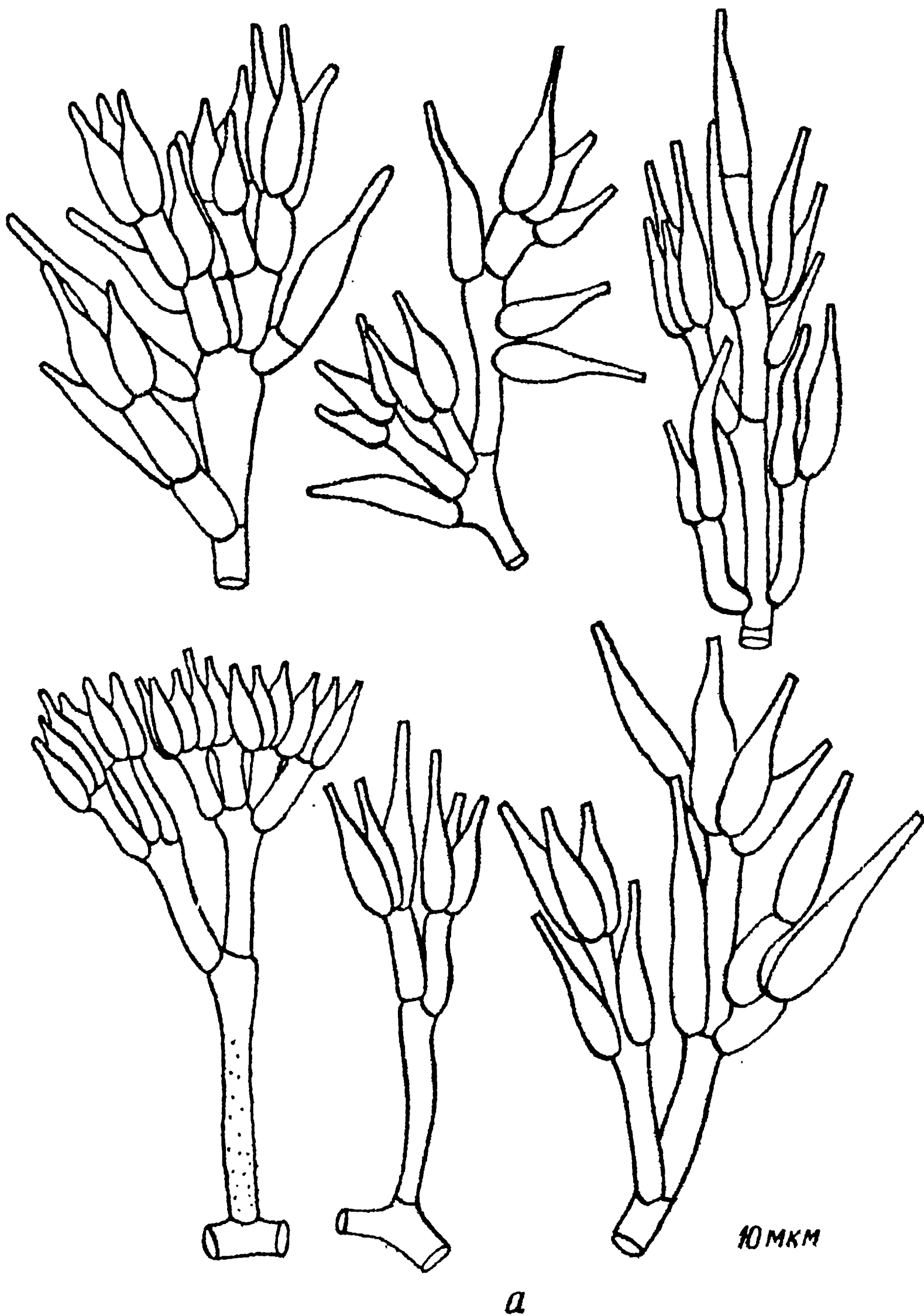
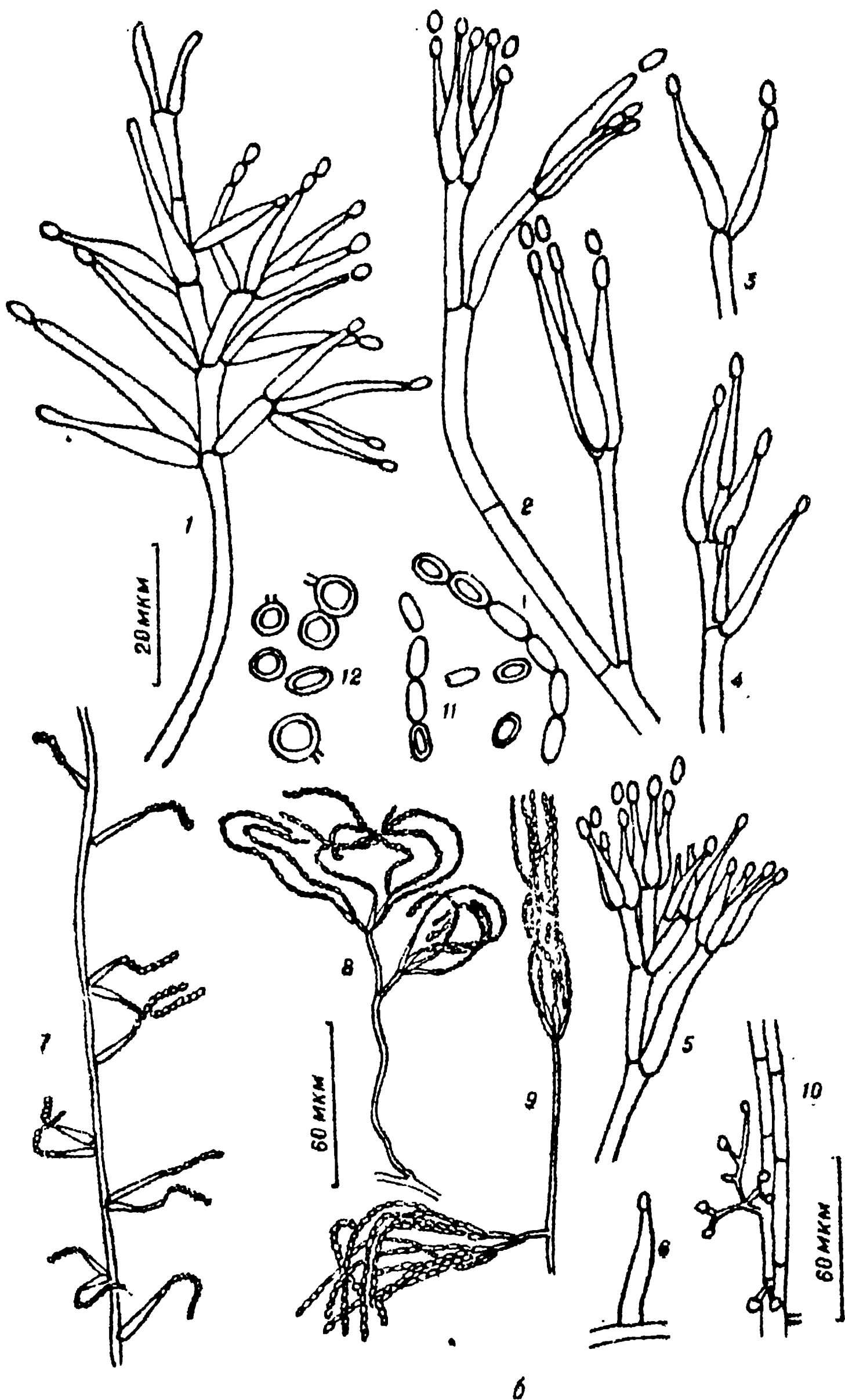


Рис. 39. *Paecilomyces variotii* Bainer:

а — по Samson, 1974 — разные типы конидиеносных структур; б — по Brown, Smith, 1957:



1-9 - конидиальные структуры, 10-12 - терминальные макроконидии, 11 - конидии

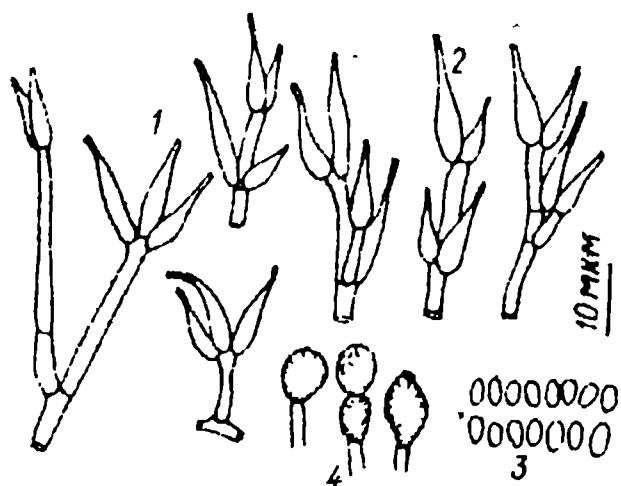


Рис. 40. *Paecilomyces puntronii* (Vuill.) Nannizi (по Samson, 1974): 1-2 — конидиеносцы, 3 — конидии, 4 — хламидоспоры

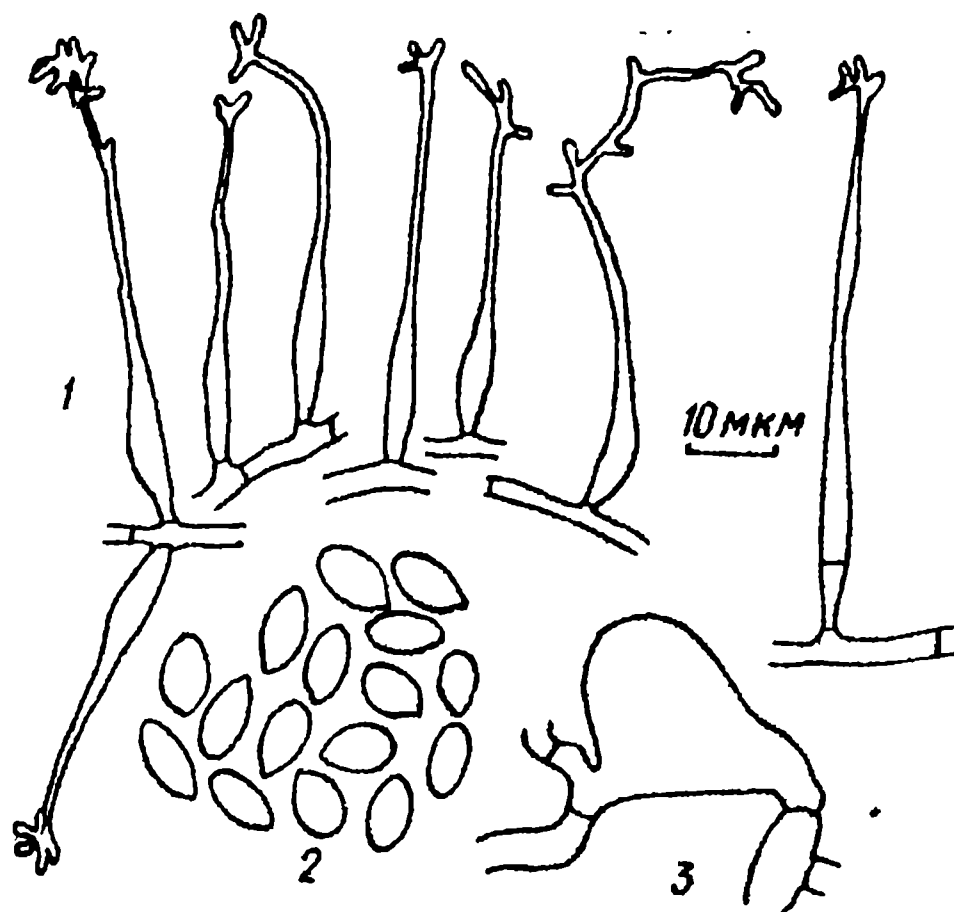


Рис. 41. *Calcarisporiella thermophila* (Evans) de Hoog (по de Hoog, 1974): 1 — конидиеносцы, 2 — конидии, 3 — вздутые клетки гиф при 45 °С

образуются из недифференцированных гиф, состоят из вздутой нижней части 15–25 мкм дл., 1,5–2 мкм толщ. возле базальной перегородки и до 2,5–3,5 мкм толщ. в средней части и длинной узкой шейки 20–35 (–50) × 0,8–1,5 мкм, на вершукке с небольшой группой зубчиков, иногда с короткими изогнутыми более или менее коленчатыми мелкозубчатыми веточками. Зубчики цилиндрические, 3–5 мкм дл. Конидии яйцевидные до эллиптических с округленным основанием, с маленьким рубчиком, 7–9 (11) × 4–6 мкм, гладкие, не окрашенные.

Сумчатая стадия не известна.

Факультативный термофил. Растет между 20 и 45 °С, оптимальная температура 40 °С. Образует обильное спороношение при 25–35 °С, при 40° и выше спороносит слабее, клетки гиф часто вздутые, образуются хламидоспоры.

На поверхности теплых участков при каменноугольных разработках (Великобритания).

Ключ для определения родов семейства *Dematiaceae*

1. Конидии образуются в цепочках 2
- Конидии не образуются в цепочках, одиночные 3
2. Конидиеносцы нечетко отличаются от вегетативных гиф, простые, иногда разветвленные, конидии в цепочках; конидии удлиненные, толстостенные или цилиндрические, тонкостенные *Scytalidium* (сциталидий)
- Конидиеносцы простые или с немногочисленными веточками вблизи вершукки, бородавчатые, мелкошиповатые, с фиалидами на вершукке и по бокам: конидии лимонovidные, одноклеточные со спирально расположенными бородавками *Acrophialophora* (акрофиалофора)
3. Конидиеносцы собраны в пучки или одиночные, разветвленные, спороносные клетки в верхней части в кисточках или одиночные, с короткими, ломкими зубчиками; кони-

- дии обратнаяйцевидные, эллиптические, у основания усеченные и с маленькой оборкой
 *Nodulisporium* (нодулоспорий)
 — Конидиеносцы одиночные 4
 4. Конидии от шаровидных до грушевидных, толстостенные гладкие, расположены на
 верхушках нечетко дифференцированных конидиеносцев или на гифах; некоторые
 виды со вторым типом спороношения — одиночными фиалидами и конидиями в цепоч-
 ках *Humicola* (гумикола)
 — Конидии от шаровидных до неправильно угловатых, толстостенные или бородавчатые,
 расположены на верхушках нечетко дифференцированных конидиеносцев или на ги-
 фах; второй тип спороношения не выявлен
 *Thermomyces* (термомицес)

Род *Scytalidium* Pezante
 (сциталидий) *Ann. Sper. Agr. N. S.*,
 1957, 11;

Ellis, Keane, *Aust. J. Bot.*, 1981, 29, 6: 689–704.

Колонии распростерты, темно-коричневые. Гифы ми-
 целия гладкие, тонкие, не окрашенные и толстые, светло окрашенные до ко-
 ричневых, иногда со вздутыми темно окрашенными клетками и часто с тол-
 стыми, темно-коричневыми перегородками, нередко образуют тяжи. Кониди-
 еносцы нечетко отличаются от вегетативных гиф, прямые или извилистые,
 простые или разветвленные, гладкие, не окрашенные или коричневые. Артро-
 конидии одноклеточные или с темно окрашенной, толстой перегородкой,
 двух типов: не окрашенные, тонкостенные, цилиндрические или продолгова-
 тые, усеченные на обоих концах и толстостенные, продолговатые, широко-
 эллиптические, окрашенные до темно-коричневых, образуются путем фраг-
 ментации гиф в цепочках.

Тип: *Scytalidium lignicola* Pesante (Ellis, 1971; Sigler, Carmichael, 1976).

Ключ для определения видов

- Артроконидии образуются на верхушках прямых, коротких
 ответвлений мицелия в цепочках, шаровидные или овальные, 10–12,5 x 7,5–10,0 мкм .
 *S.thermophilum* (сциталидий термофильный)
 — Артроконидии образуются путем вздутия интеркалярных, редко терминальных кле-
 ток мицелия и фрагментацией гиф, эллиптические до бочонковидных, 15–25 x 7–
 12 мкм *S.indonesiacum* (сциталидий индонезийский)

S.thermophilum (Cooney et Emerson) Austwick (рис. 42) — New Zealand
J. Agric. Res., 1976, 19: 25–33, Син.: *Torula thermophila* Cooney et Emerson —
Thermophil. fungi, 1954: 253.

Колонии быстро растущие, достигающие на крахмально-дрожжевом ага-
 ре при 40 °C 6 см в диам. на 4-й день роста, вначале белые, затем сероватые,
 при созревании — черные, сажистые. Конидии шаровидные, 8–12,5 мкм в
 диам., изредка овальные или веретеновидные до 17 мкм в диам., гладкие,
 темно-коричневые, образуются на концах коротких латеральных веточек
 как терминальные вздутия или интеркалярно в разветвленных или неразвет-
 вленных цепочках.

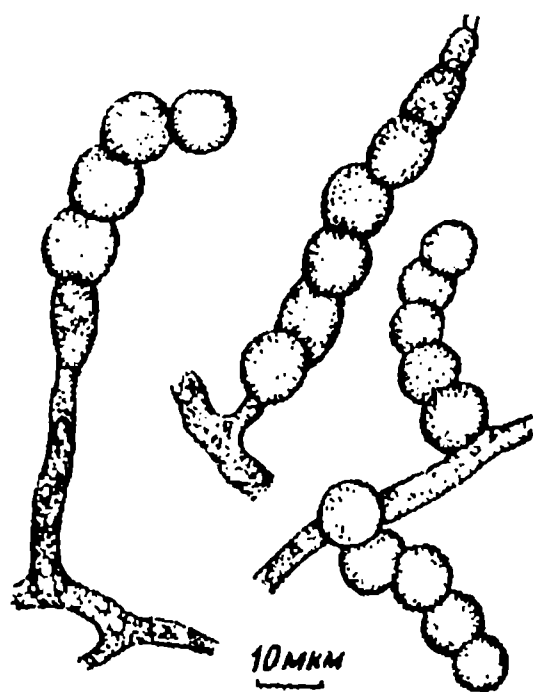


Рис. 42. *Scytalidium thermophilum* (Cooney et Emerson) Austwick (по Cooney, Emerson, 1964), конидии

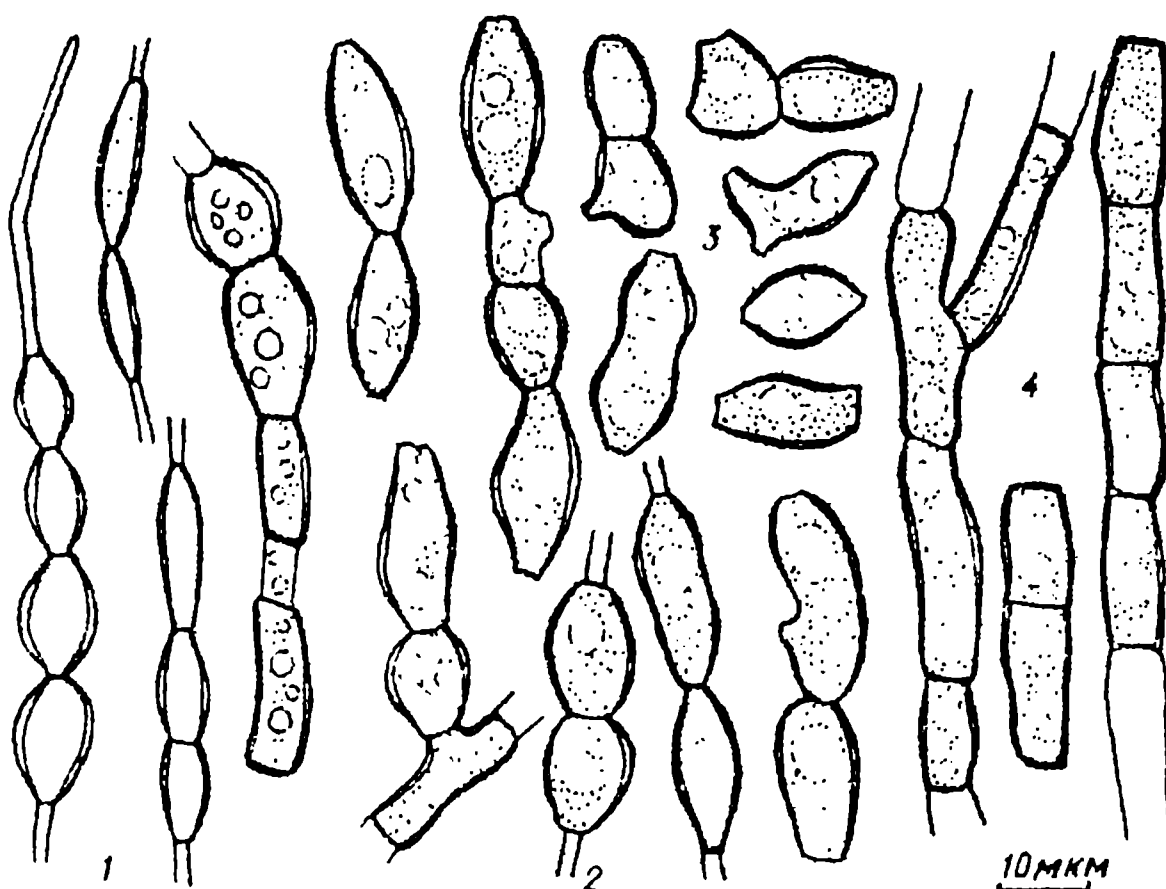


Рис. 43. *Scytalidium indonesiacum* Hedger, Samson et Basuki (Hedger, Samson, Basuki, 1982): 1 — интеркалярные цепочки молодых конидий, 2 — цепочки зрелых конидий, 3 — старые конидии, 4 — конидии, образующиеся путем фрагментации гиф

Облигатный термофил. Минимальная температура роста 23°C , оптимальная 40°C , максимальная 60°C .

В почвах (СССР, Великобритания, Австрия, США, Япония, Саудовская Аравия), в компостах (СССР, Франция, США), на конском навозе и соломе для подстилки домашней птице (США), в стоках масличных заводов (Малайзия).

S. indonesiacum Hedger, Samson et Basuki (рис. 43) — Trans. Brit. Mycol. Soc., 1982, 78, 2: 364–366.

Колонии на крахмально-дрожжевом агаре (YpSS) быстро растущие, достигающие 8,5 см через 36 ч при 45°C , состоящие из погруженного мицелия, покрытого тонким слоем воздушного мицелия, вначале белые, затем серые, через неделю — смоляно-черные. Гифы 1,5–7,0 мкм толщ., с перегородками, гладкие, не окрашенные. Артроконидии, образующиеся путем вздутия интеркалярных, реже терминальных клеток недифференцированных гиф, эллиптические до бочонковидных, 15–25 x 7–12 мкм, часто сжатые посередине клетки, с нерегулярными отростками, при созревании толстостенные, иногда шероховатые, коричневые, легко разъединяющиеся. Артроконидии, образующиеся путем фрагментации недифференцированных гиф, 13–23,0 — 5–8 мкм, толстостенные темно окрашенные, с одной или несколькими каплями жировых включений, нелегко разъединяются.

На мальц-агаре и овсяно-мучном агаре растет слабее, чем на крахмально-дрожжевом.

Облигатный термофил. Оптимальная температура роста на крахмально-

дрожжевом агаре 45 °С, минимальная — 18–21, максимальная — 50–55 °С.
В почве Индонезии (о-в Ява).

П р и м е ч а н и е. По данным Hedger и соавт. (Hedger et al., 1982), *S. indonesiacum* отличается от индонезийских изолятов *S. thermophilum* (Cooney et Emerson) Austwick не только формой, размерами и способом образования артроконидий, но и окраской колоний, скоростью роста на YpSS при 45 °С и экологией. Так, колонии *S. indonesiacum* на YpSS смоляно-черные; *S. thermophilum* серо-коричневые. Колонии *S. indonesiacum* достигают 8,5 см на YpSS при 45 °С через 36 ч, а *S. thermophilum* — только через 4 дня; *S. indonesiacum* — почвенный гриб, а *S. thermophilum* найден только в компостах.

Род *Acrophialophora* Edward
(а кро фи а ло ф о ра)

Mycologia, 1961, 51: 784.

Колонии распростерты, войлочные, серо-коричневые. Мицелий поверхностный и погруженный, гифы узкие, не окрашенные или светло-коричневые. Конидиеносцы простые или с немногочисленными веточ-

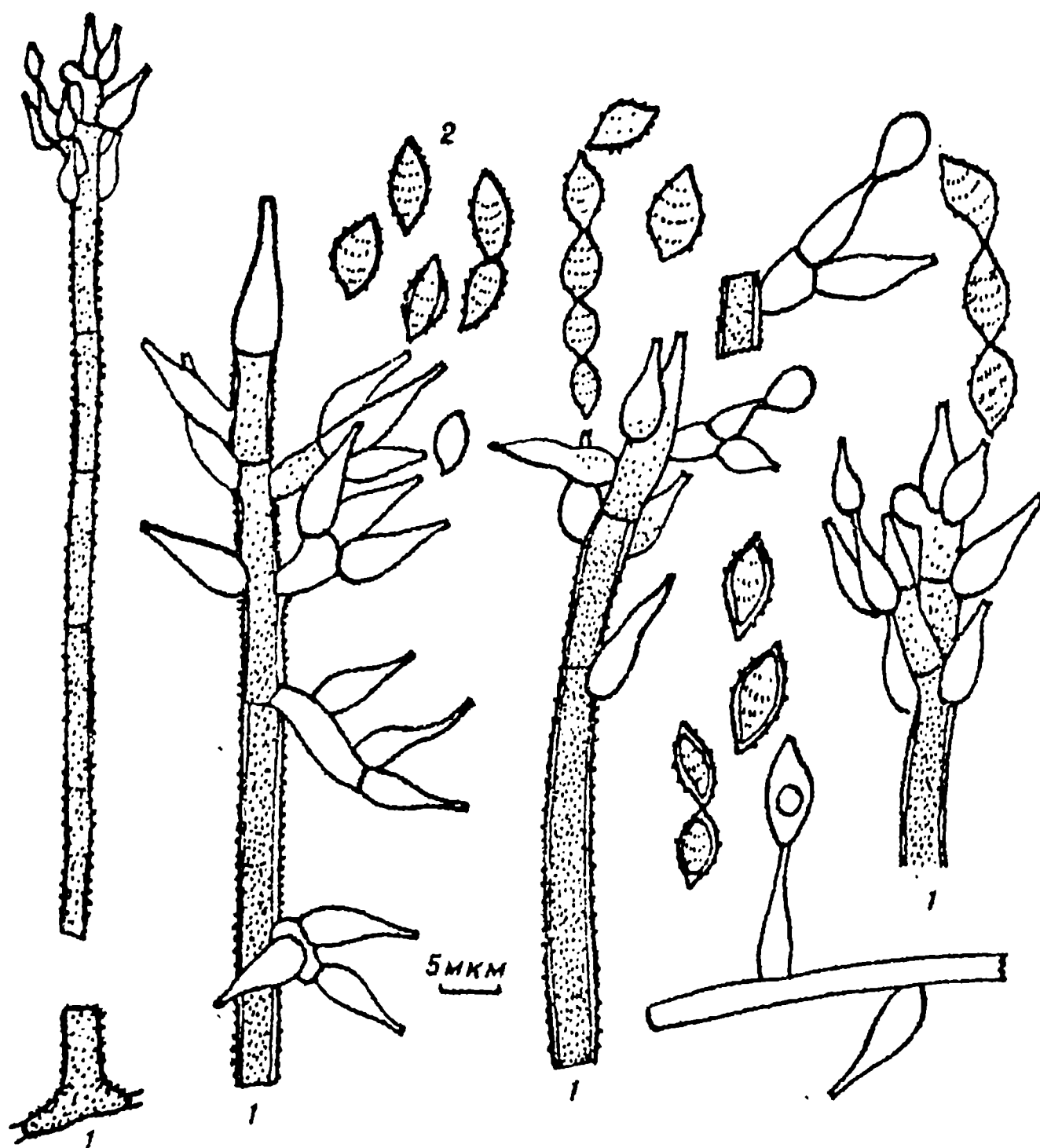


Рис. 44. *Acrophialophora fusispora* (Saksena) Ellis (no Ellis, 1971):
1 — конидиеносцы, 2 — конидии

ками вблизи верхушки, бородавчатые или мелкошиповатые, коричневые с фиалидами на верхушке и по бокам. Конидии одноклеточные, шиповидные, мелкошиповатые или со спирально расположенными бородавками, не окрашенные или светло-коричневые, расположены в базипетальных цепочках.

Тип: *Acrophialophora fusispora* (Saksena) Ellis. Син.: *A. nainiana* — Ednards.

A. fusispora (Saksena) Ellis (рис. 44) — Dematiaceous hyphomycetes, 1971: 533–534 (акрофиалофора веретенovidная). Син.: *Paecilomyces fusisporus* Saksena — J. Indian. Bot. Soc., 1953, 32, 1: 187; *Acrophialophora nainiana* Edward — Mycologia, 1961, 51, 5: 784.

Колонии распростерты, войлочные, серо-коричневые, на обратной стороне почти черные. Мицелий поверхностный и погруженный, гифы разветвленные, 1,5–3,5 мкм толщ., с перегородками, вначале не окрашенные, затем светло-коричневые. Конидиеносцы одиночные, прямые или слабоизвилистые, простые или с несколькими веточками вблизи верхушки, с перегородками, до 1,5 мм дл., 2–5 мкм толщ., постепенно суживающиеся к верхушке, мелкошиповатые или бородавчатые, светло-коричневые до коричневых, с фиалидами на верхушке и по бокам. Фиалиды бутылковидные с узкой, цилиндрической, иногда изогнутой шейкой, 9–15 x 3–4,5 мкм, гладкие или мелкошиповатые, не окрашенные; шейка в наиболее широкой части 0,5–1 мкм толщ. Конидии одноклеточные, лимоновидные, 6–11 (9,3) x 3,5–5 (4,3) мкм, мелкошиповатые или бородавчатые (бородавки расположены спирально), не окрашенные или светло-коричневые, образуют длинные цепочки — до 300 мкм в базипетальной последовательности.

Факультативный термофил. Минимальная температура роста 14 °C, максимальная — 50, оптимальная — 40 °C.

В почве, воздухе и разных растениях — (Канада, Конго, Египет, Индия, Нигерия, Пакистан, Южная Африка, США).

Род *Nodulisporium* Preuss (нодулиспорий)

Linnaea, 1851, 24: 120–121.

Колонии распростерты, серые, коричневые, оливковые или черно-коричневые, часто бархатистые. Мицелий поверхностный, частично погруженный. Конидиеносцы одиночные или в пучках, разветвленные, светло окрашенные до оливково-коричневых, гладкие или шероховатые. Спороносные ветки в верхней части одиночные, чаще в кисточках, с короткими, мелкими зубчиками. Конидии одноклеточные, эллиптические, обратно-йцевидные, усеченные у основания и с маленькой оборкой, не окрашенные до коричневых или оливково-коричневых, гладкие или бородавчатые.

Тип: *Nodulisporium ochraceum* Preuss. — Hughes Can. J. Bot., 1953, 31, 5: 577–659.

Р о д *Humicola* Трааен (гумикол а)

Nyt. Mag. Naturv., 1914, 32: 20.

Гифы вегетативного мицелия не окрашенные или пигментированные. Конидиеносцы нечетко дифференцированы, прямые или слабоизогнутые с перегородками или без них. Конидии одноклеточные, шаровидные до грушевидных, образуются непосредственно на гифах или верхушках конидиеносцев, одиночные или в коротких цепочках, некоторые виды образуют одиночные фиалиды с фиалоконидиями в цепочках.

Тип: *Humicola fuscoatra* Traaen — (Ellis, 1971).

Ключ для определения видов

1. Конидии темно окрашенные 2
- Конидии не окрашенные, колонии светло-желтые
. *H. hyalothermophila* (гумикола гялотермофильная)
2. Колонии серовато-коричневые *H. insolens* (гумикола инсоленс)
- Колонии смоляно-черные
. *H. grisea* var. *thermoidea* (гумикола серая разновидность термофильная)

H. hyalothermophila Moubasher, Mazen, Abdel-Hafez (рис. 45) — Trans. Brit. Mycol. Soc., 1979, 72, 3: 509—510.

Колонии на картофельно-декстрозном агаре быстро растущие, достигающие 70—75 мм в диам. через 7 дней при 45 °С, хлопьевидно-пушистые, вначале белые, затем светло-желтые, на обратной стороне желто-коричневые. Гифы толстостенные, 2,5—6,0 мкм, в среднем 4,0 мкм толщ. Конидиеносцы 0,5—45,0 мкм, в среднем 10,5 мкм дл., реже конидии образуются на гифах, 2,0—3,0 мкм толщ. Конидии шаровидные, округлые или овальные, 6,5—15,0 x 5,0—10,0 мкм, в среднем 10,0 x 7,5 мкм, гладкие, не окрашенные. Хламидоспоры интеркалярные, округлые, овальные 7,5—17,5 x 5,0—9,0 мкм, в среднем 11,5 x 7,0 мкм.

Облигатный термофил. При 50 °С рост более слабый, не растет при 55 и 28 °С. На среде Чапека с добавкой 0,05 %-ного дрожжевого экстракта растет слабее.

На различных субстратах (Израиль), в почвах (СССР).

П р и м е ч а н и е. Моубашер и соавт. (Moubasher et al., 1979) считают правильное отнести этот вид к роду *Humicola*, несмотря на его не окрашенные конидии и мицелий, чем вводить новое родовое название. По мнению этих авторов *H. hyalothermophila* отличается от *H. fuscoatra* неокрашенными конидиями и термофильной природой.

H. insolens Cooney et Emerson (рис. 46) — Thermophil. Fungi, 1964: 72—79.

Колонии на крахмально-дрожжевом (YpSS) агаре быстро растущие, вначале тонкие, белые, затем желтовато-коричневые, при созревании — серо-коричневые. Гифы мицелия 1,0—3,5 мкм толщ., с перегородками, стелющиеся, не окрашенные. Конидии шаровидные, 7,5—12,5 мкм в диам., до овальных 11—17 x 7—10 мкм, гладкие, не окрашенные, с возрастом светло-коричневые, образуются интеркалярно, одиночно или в коротких цепочках либо терминально на гифах или коротких латеральных конидиеносцах.

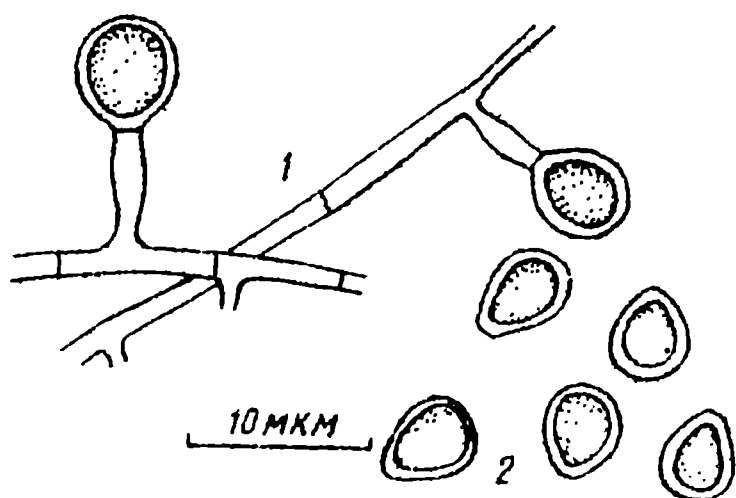


Рис. 45. *Humicola hyalothermophila* Moubasher, Mazen et Abdel-Hafez (по Moubasher et al., 1979):

1 — конидиеносцы, 2 — конидии

Облигатный термофил. Минимальная температура роста 23°C , максимальная — 55°C , оптимальная — $35\text{--}40^{\circ}\text{C}$.

В почвах (СССР, Великобритания, Нидерланды, США), различных компостах (СССР, Великобритания, ФРГ, Швейцария, США), в помете оленей (Япония), на поверхности горячих участков при каменноугольной разработке и в воздухе этих районов (Великобритания), в воздухе Бомбея (Индия), на растительных остатках в гнездовьях птиц (Великобритания).

H. grisea Traaen var. *thermoidea* Cooney et Emerson (рис. 47) — *Thermophil. fungi*, 1964: 72–79.

Колонии на крахмально-дрожжевом (YpSS) агаре быстро растущие, вначале белые, затем — темно-серые до черных. Гифы тонкие, $3,5\text{ мкм}$ толщ., не окрашенные. Конидии шаровидные, овальные, грушевидные, $8\text{--}16\text{ мкм}$ в диам. или $12\text{--}16 \times 8\text{--}12\text{ мкм}$, гладкие, темно-коричневые.

Облигатный термофил. Оптимальная температура роста $38\text{--}46^{\circ}\text{C}$, очень слабый рост при 25 и 56°C .

В почвах (Австрия, Япония, США), воздухе Бомбея (Индия), грибном компосте (Франция, Швейцария, США), в водоемах (Саудовская Аравия), на поверхности горячих участков при каменноугольной разработке (Великобритания), в навозе слона (США).

Род *Thermomyces* Tsiklinsky (термомицес)

Annls Inst. Pasteur, Paris, 1899, 13: 500.

Колонии распростерты, хлопьевидные и пушистые или бархатистые, серые, зеленовато-серые, темно-коричневые до черных. Конидиеносцы не отличаются от вегетативных гиф или слабо отличаются от них, неразветвленные или неправильно разветвленные, прямые или слегка извилистые, гладкие, коричневые или не окрашенные; несущие на верхушке одиночные конидии. Конидии одноклеточные шаровидные, полушаровидные, угловатые, звездчатые, гладкие или шероховатые, светло окрашенные до темно-коричневых.

Тип: *Thermomyces lanuginosus* Tsiklinsky (Apinis, 1963; Ellis M.B., 1971; Ellis D.H., 1981).

Ключ для определения видов

1. Конидии шаровидные или полушаровидные 2
- Конидии угловатые, звездчатые *T. stellatus* (термомицес звездчатый)
2. Конидии бородавчатые
- *T. lanuginosus* (термомицес короткошерстистый)
- Конидии гладкие *T. ibadanensis* (термомицес ибадансенский)

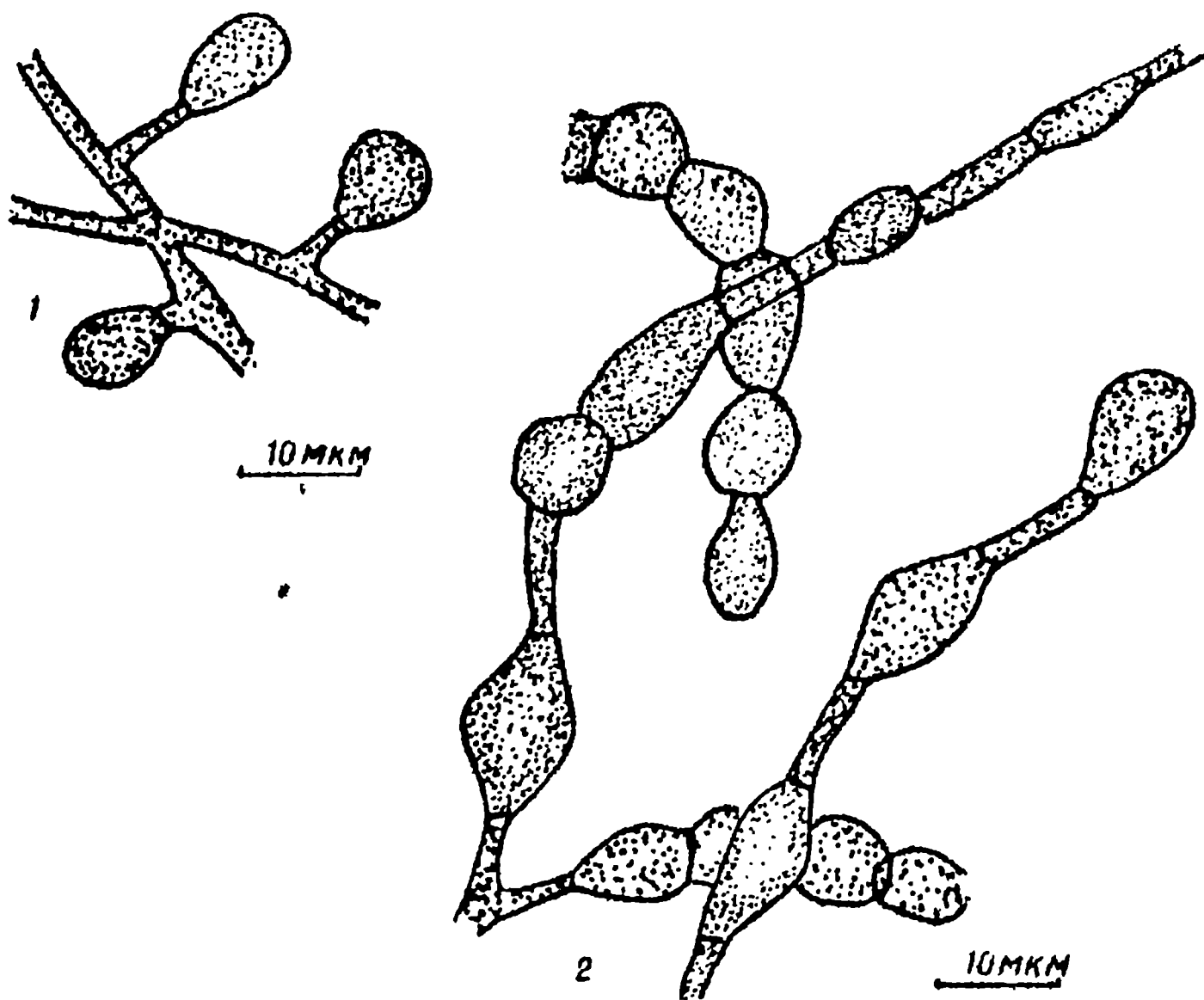


Рис. 46. *Humicola insolens* Cooney et Emerson (по Cooney, Emerson, 1964):

1 — зрелые конидии, образующиеся латерально на коротких конидиеносцах, 2 — цепочки зрелых конидий, образующихся интеркалярно

T. stellatus (Bunce) Apinis — *Nova Hebwigia*, 1963, 5: 57–78. Син.: *Humicola stellatus* Bunce (рис. 48). — *Trans. Brit. Mycol. Soc.*, 1961, 44, N 3: 372–376.

Колонии на "oxoid" агаре бархатистые, темно-коричневые до черных, с серым блеском, не окрашенным краем, на обратной стороне — темно окрашенные. На естественных субстратах (сене) гифы мицелия 1–2,8 мкм толщ., септированные, не окрашенные. Конидиеносцы 0,5–11 мкм дл. и 1,2–3 мкм толщ., одиночные, латеральные, иногда септированы у основания. Конидии вначале полушаровидные, затем становятся угловатыми, лопастными, звездчатыми, 5–10 х 5–9 мкм, гладкие, не окрашенные, с возрастом — светло-коричневые до темно-коричневых, одиночные, образуются на верхушке конидиеносца. Хорошо растет и спороносит на сенном агаре и других средах, содержащих пептон и мясной экстракт, на среде Чапека рост слабый, колонии светло окрашенные, редко спороносящие с не окрашенными хламидоспорами в гифах. Рост лучше на средах с более низким значением pH (4,5).

Облигатный термофил. Оптимальная температура роста около 40 °C, очень слабо растет при 24, максимальная — выше 50 °C.

В плесневелом сене (Великобритания), почвах (СССР).

T. lanuginosus Tsiklinsky (рис. 49) — *Annls Inst. Pasteur, Paris*, 1899, 13: 500–505. Син.: *Sepedonium lanuginosum* Griffon et Maublanc — *Bull. Soc. My-*

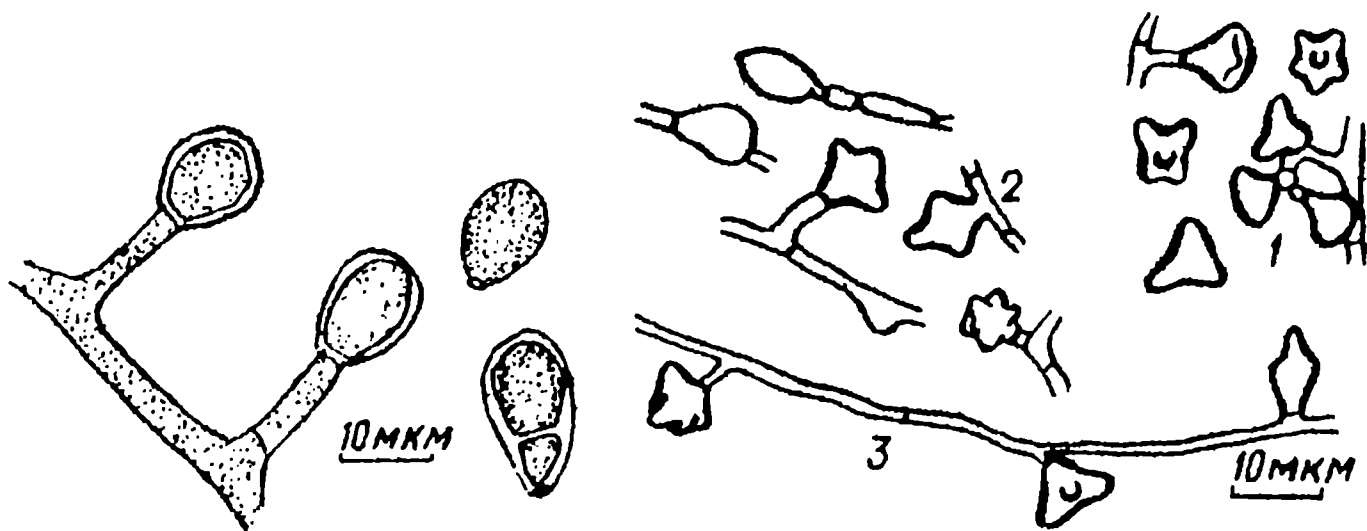


Рис. 47. *Hunicola grisea* Traaen var. *thermoidea* Cooney et Emerson (по Cooney, Emerson, 1964) — конидии и конидиеносцы

Рис. 48. *Thermomyces stellatus* (Bunce) Apinis (по Bunce, 1961). Конидии и конидиеносцы на разных средах:

1 — на кусочках сена, 2 — на агаризованной среде Чапека с пептоном, 3 — на "oxoid" агаре

col., France, 1911, 27: 68—74; *Sepedonium thermophilum cyelosporum* Velich — Casopsis Lekarů Ceskych, Prague, 1914, 53: 1026—1027; *Acremoniella thermophila* Curzi — Att. Ist. bot. "Giovanni Briosi" e Lab. Crittog. Ital. Univ. Pavia, Ser. 4, 1929, 1: 151—155; *Monotospora lanuginosa* (Griffon et Maublanc) Mason — Annot. account fungi receiv. imperial Mycol. inst. Kew, 1933, 2: 1—67; *Hunicola lanuginosa* (Griffon et Maublanc) Bunce — Trans. Brit. Mycol. Soc., 1961, 44, 2: 372—376.

Колонии на картофельно-дрожжевом агаре (YpSS) достигают 50 мм в диам. через 2 дня при 45 °С, выс. около 1 мм, войлочные, белые, затем серые или зеленовато-серые, постепенно становятся темно-красно-коричневыми, далее — темно-коричневыми до черных, агар темно-розового или винного цвета. Гифы мицелия не окрашенные, септированные, 1,5—4 мкм толщ. Конидиеносцы 10—15 мкм дл., не разветвленные или слабо разветвленные близ основания, часто септированы, образуются под прямым углом к гифам. Конидии шаровидные, 6—10 мкм в диам., вначале гладкостенные, не окрашенные, с возрастом бородавчатые, темно-коричневые, одиночные, на концах конидиеносцев, легко отделяются от них, отламываясь обычно с его коротким кусочком.

Облигатный термофил. Оптимальная температура роста 45—50 °С, не растет при температуре ниже 30 и выше 60 °С.

Распространен очень широко на различных субстратах.

Tibadanensis Apinis et Eggins (рис. 50) — Trans. Brit. Mycol. Soc., 1966, 49, 4: 629—632.

Колонии на агаре из почвенного экстракта распростерты с низким воздушным мицелием, темно-коричневые, на мальц-агаре распростерты, бархатистые, серо-зеленые с узкой не окрашенной до зеленоватой окраинной зоной, на обратной стороне — темно-зеленые. Гифы мицелия около 2—3 мкм толщ., септированные, разветвленные, не окрашенные. Конидиеносцы короткие, около 6—14 мкм дл. и 1,5—3 мкм толщ., простые или разветвленные, с поперечной перегородкой у основания, часто вздутые в средней части и суже-

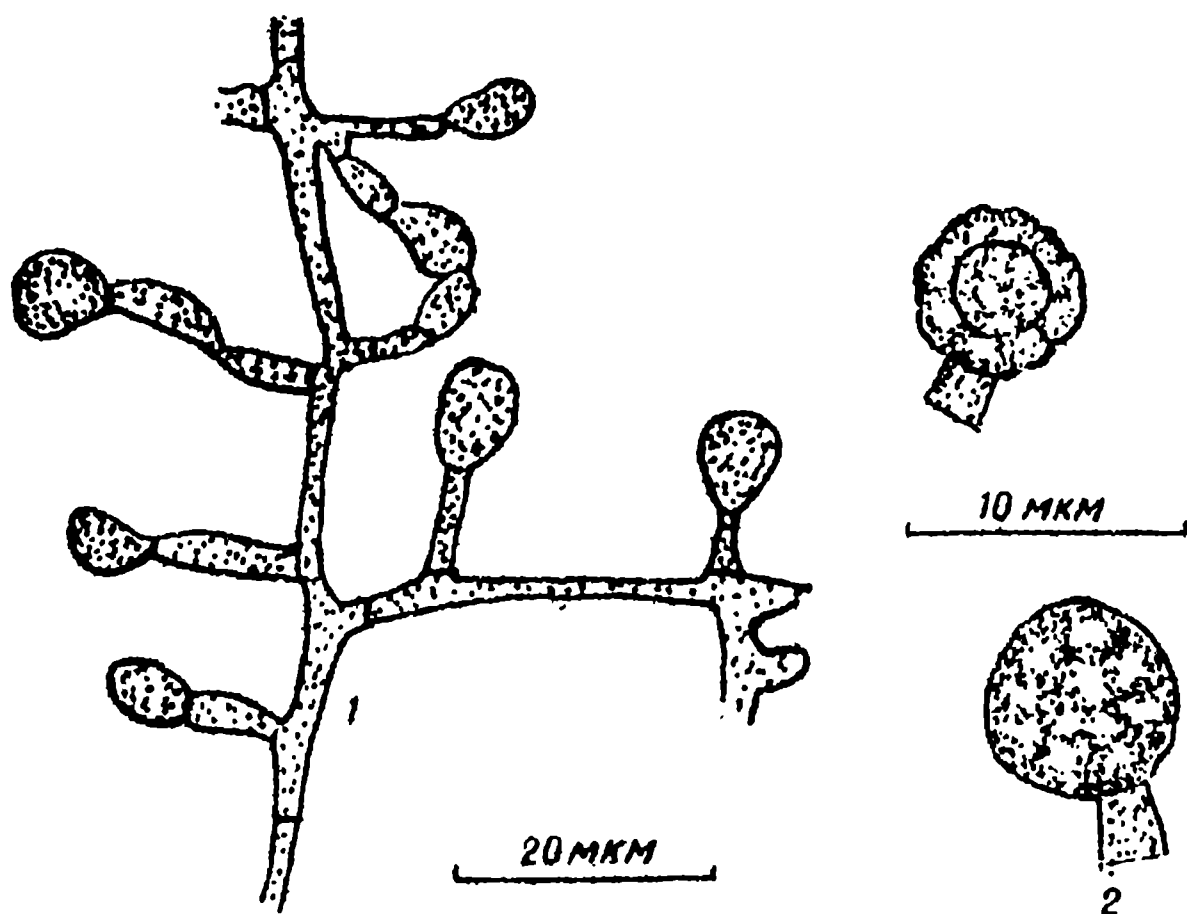


Рис. 49. *Thermomyces lanuginosus* Tsiklinsky (по Cooney, Emerson, 1964):

1 — гифы, конидиеносцы с конидиями, 2 — зрелые конидии

ны к верхушке, несущей одиночную конидию, отделенную от конидиеносца другой поперечной перегородкой, по которой позже отламывается вместе с коротким или более длинным отростком.

Разветвленные конидиеносцы имеют базальную или терминальную клетку, на которой образуются четыре фиалидоподобные ветки с одиночной конидией на каждой. Конидии около 4—8 мкм в диам., главным образом 5—6 мкм, с одиночным цилиндрическим стеблевидным отростком (1,5—8 х 1,5—2,5 мкм), гладкие, толстостенные, с возрастом ямчатые, вначале не окрашенные, позже — коричневые.

В кучах зерна масличной пальмы (Нигерия).

П р и м е ч а н и е. Авторы указывают, что *T. ibadanensis* отличается от *T. lanuginosus* гладкими конидиями, более длинными отростками, чаще разветвленными и более изящными (тонкими) конидиеносцами.

Облигатный термофил. Оптимальная температура роста 42—47 °C, максимальная — 60—61, минимальная — 31—35 °C.

Род *Stilbella* Lindau (стильбелла) — Nat. pflanzenfam, 1890, 1, 1: 489.

Коремии с четко выраженной ножкой и более или менее выраженной головкой, бесцветные или светло окрашенные. Ножка коремии состоит из параллельных, разветвленных, веерообразно расходящихся в верхней части конидиеносцев, несущих на верхушке мутовки фиалид. Конидии одноклеточные, яйцевидные, продолговатые или шаровидные, не окрашенные, одиночные, склеенные слизью.

Сумчатая стадия — *Nectria* Fr.

Тип: *Stilbella erythrocephala* (Ditm) Lindau (Arx, 1970).

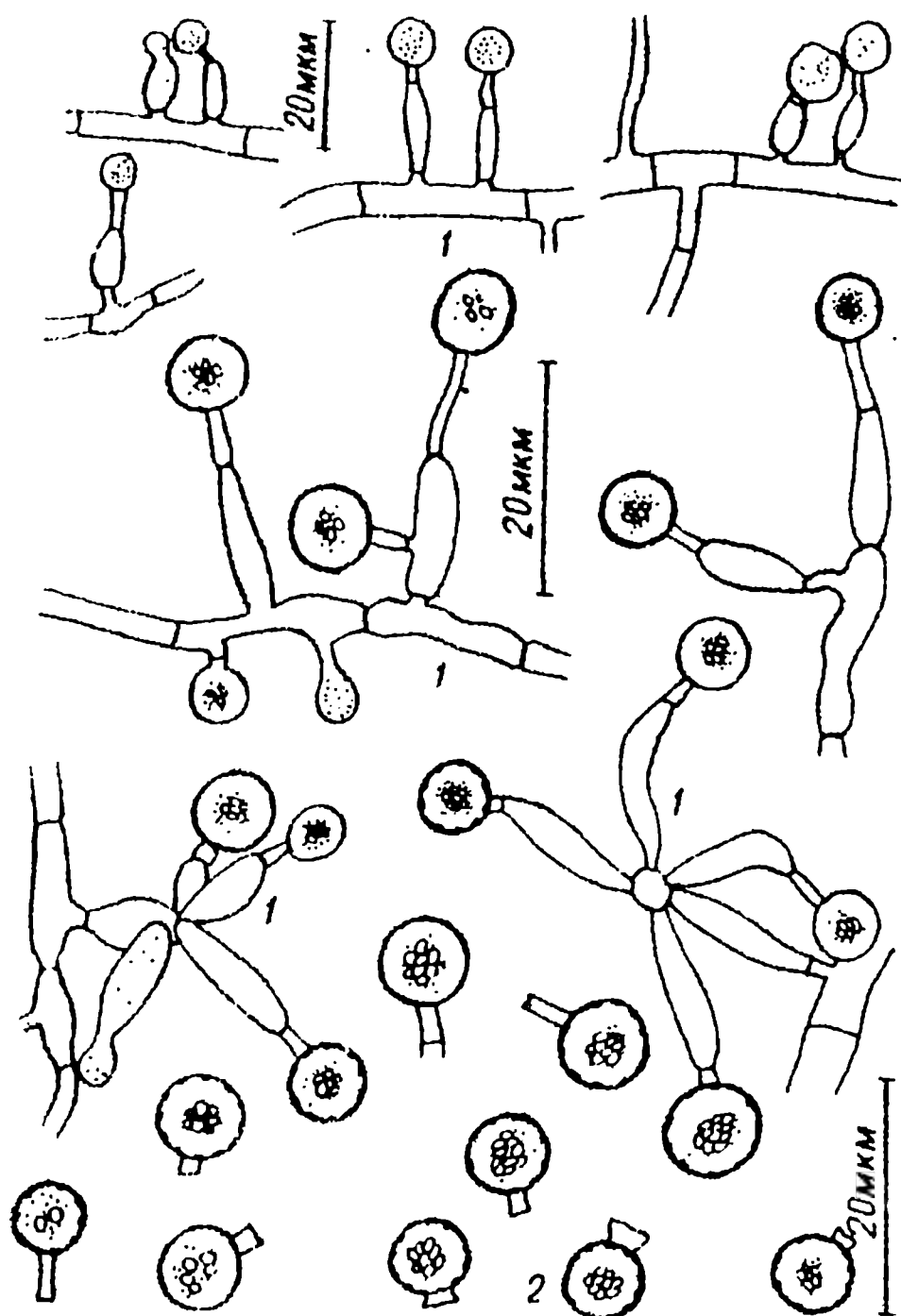


Рис. 50. *Thermomyces ibadanensis* Apinis et Eggins (по Apinis, Eggins, 1966):
1 — конидиеносцы, 2 — конидии

S.thermophila Fergus (стильбелла термофильная) (рис.51) — *Mycologia*, 1964, 56, 2: 277–279.

Гифы мицелия стелющиеся или погруженные в агар, 2,5–4 мкм толщ., септированные, не окрашенные до светло-желтоватых в массе, коремии 280–360 x 19–22 мкм, при основании до 32 мкм в диам., одиночные или по 4–5 в головке, белые, покрыты блестящими слизистыми каплями до 130 мкм в диам. Конидии продолговато-эллиптические, одноклеточные, 15–17 x 6–10 мкм, преимущественно 22 x 9 мкм, не окрашенные, образуются одиночно на отдельных конидиеносцах, расположенных в верхней части коремии.

Облигатный термофил. Растет при 25–55 °С, с оптимальным спороношением при 35–50, при 60 °С не растет.

На самосогревающейся соломе и лошадином навозе (Швейцария).

ПОРЯДОК MYCELIA STERILIA (СТЕРИЛЬНЫЕ МИЦЕЛИИ)

Для этих грибов характерно наличие стерильных гиф и отсутствие какого-либо спороношения. Мицелий разветвленный, у некоторых представителей образуются склероции, "клубочки", хламидоспоры, тяжи. Для отдельных из них установлена связь с сумчатыми, базидиальными грибами и представителями *Fungi imperfecti*.

Род *Papulaspora* Preuss (папуласпора)

Linnaea, 1851, 24: 112.

Компактные кучки, "клубочки", или папулы, образуются в результате закручивания и последующих делений верхушки плодущей гифы или утолщения интеркалярных клеток гиф, округлые, шаровидные, многоклеточные, с дифференцированными слоями центральных толстостенных, заполненных внутренним содержимым клеток и наружных — меньшего размера, тонкостенных, пустых, светлее окрашенных. У отдельных представителей образуются также фиалиды и конидии.

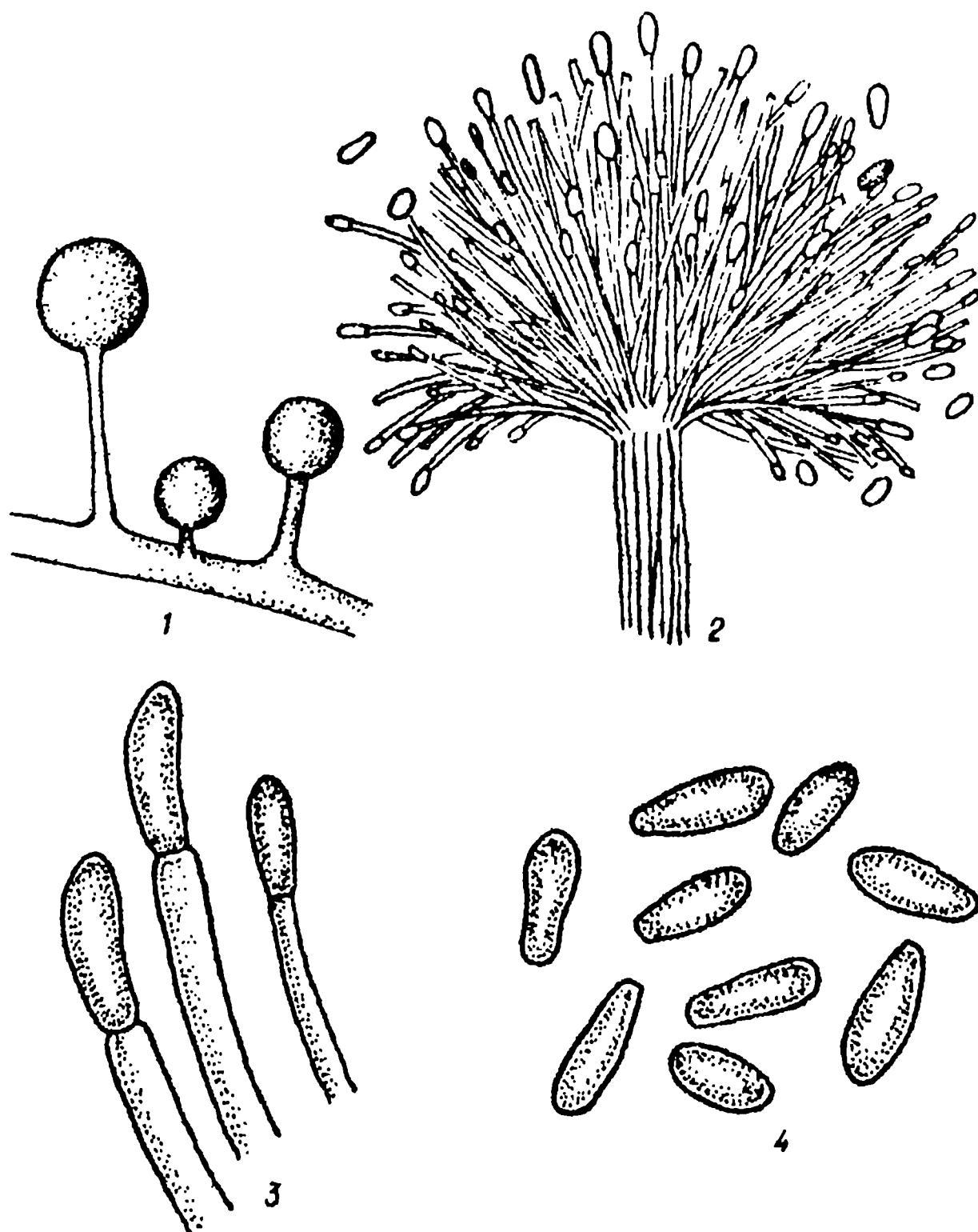


Рис. 51. *Stilbella thermophila* Fergus (no Fergus, 1964):
1 — общий вид, 2 — конидиеносцы в верхней части коремни,
3 — конидии на верхушке конидиеносца, 4 — конидии

Тип: *P.sepedonioides* Preuss (Hotson, 1917; Кириленко, 1971; Weresub, Le Clair, 1971; Tansey, 1973).

P.thermophila Fergus — (папуласпора термофильная) (рис. 52) — Mycol., 1971, 63, 2: p. 426–431.

Воздушный мицелий пушистый, белый, край колонии извилистый. Мицелий двух типов: тонкий, 1,5 мкм толщ., перегородки нерегулярные и второй — 5–7 мкм толщ., постоянно с перегородками, более разветвленный. Клубочки (бульбы) шаровидные до округлых, 105 x 90 до 120 x 100 мкм на воздушных гифах, более разнообразные по форме, 125 x 113, до 170 x 146 мкм на субстратных гифах, вначале белые, затем желтые, при созревании оранжевые, образуются через 24 ч при 45 °С. Начало клубочкам дают многие скопления гиф, с четкими перегородками, каждая клетка которых образует короткую латеральную клетку, эти переплетенные гифы формируют бульбы (клубочки). Растет и образует клубочки на различных средах: вытяжке из компоста, навоса и др., иных типов

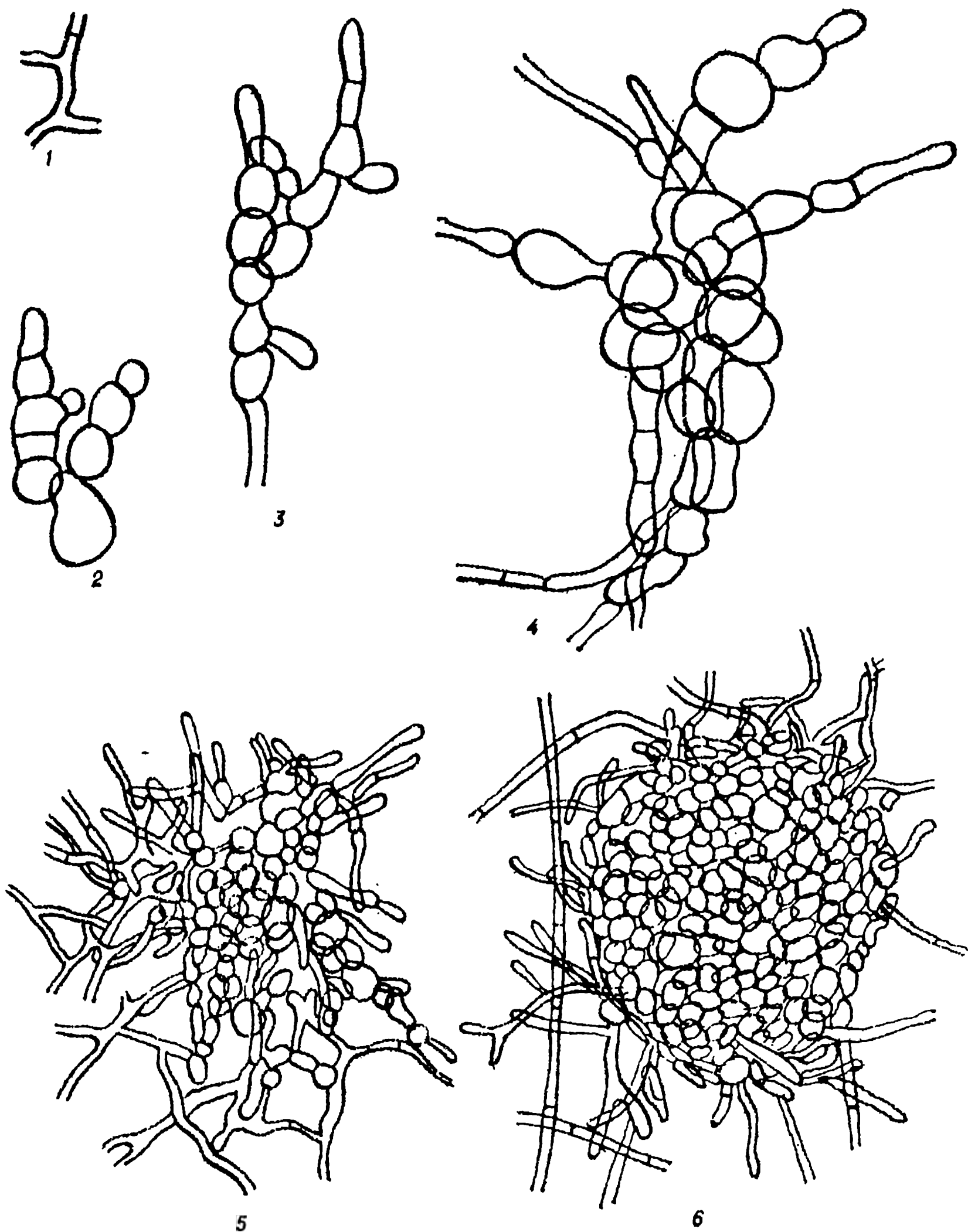


Рис. 52. *Burgoa-Papulaspora* (по Tansey, 1973):
1 — вегетативные гифы, 2–6 — стадии образования бульб

спороношения не обнаружено.

Облигатный термофил. Не растет при 28 и 53 °C через 14 дней инкубации, слабо растет при 30 и 52 °C.

В грибном компосте (Швейцария, СССР), почвах (СССР, Япония).

Примечание: Для вида предложена новая комбинация — *Myriococcum thermophilum* (Fergus) van der Aa.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андреюк Е.И. Эколого-физиологические исследования почвенных актиномицетов: Автореф. дис.... д-ра биол. наук. — Киев, 1968. — 37 с.
- Андреюк К.І. Грунтові актиноміцети та вищі рослини. — К.: Наук. думка, 1972. — 143 с.
- Белякова Л.А. *Thielavia kirilenkoae* sp. nov. и ключ определения рода *Thielavia* Zopf // Микология и фитопатология. — 1974. — 8, № 2. — С. 73–77.
- Билай В.И. Основы общей микологии. — 2-е изд. — Киев: Вища шк., 1980. — 359 с.
- Билай Т.И. Термостабильные ферменты грибов. — Киев: Наук. думка, 1978. — 245 с.
- Билай Т.И. Экологические ниши термофильных грибов // Микробиол. журн. — 1982. — 44, № 4. — С. 88–95.
- Білай Т.І., Захарченко В.О. Амплітуда росту ґрунтових термофільних та мезофільних мікроміцетів // Мікробіол. журн. — 1971. — 33, № 1. — С. 30–34.
- Билай Т.И., Захарченко В.А. Распространение и генезис термофильных грибов // Микромицеты почв. — Киев: Наук. думка, 1984. — С. 201–213.
- Билай Т.И., Захарченко В.А. Содержание термофильных грибов в почвах разных типов растительных ассоциаций юга УССР // Микология и фитопатология. — 1984. — 18, № 6. — С. 433–435.
- Билай Т.И., Захарченко В.А. Распространение термофильного микромицета *Thielavia terrestris* в почвах // Микробиол. журн. — 1985. — 48, № 1. — С. 68–70.
- Билай Т.И., Сиверс В.С., Захарченко В.А., Жернова И.И. Термофильные грибы почв Украины и их ферментативные свойства // Тез. докл. IV Закавказ. совещ. по спор. растениям. — Ереван, 1972. — С. 121–122.
- Борисова В.Н. *Harmoniella* — новый род гифомицетов // Микология и фитопатология. — 1981. — 15, № 2. — С. 89–92.
- Вассер С.П. Класс *Basidiomycetes* // Методы экспериментальной микологии: Справочник. — Киев: Наук. думка, 1982. — С. 42–59.
- Гарибова Л.В. Обзор современной системы грибов: Происхождение и место грибов в органическом мире // Микология и фитопатология. — 1976. — 9, № 2. — С. 164–170.
- Гарибова Л.В. Класс Базидиомицеты (*Basidiomycetes*) // Жизнь растений. — М.: Просвещение, 1976. — Т. 2. — С. 226–228.
- Горленко М.В. Внутривидовая изменчивость грибов // Проблемы филогении низших растений. — М.: Наука, 1974. — С. 37–42.
- Горленко М.В. Отдел грибы (*Mycota*): Общая характеристика // Жизнь растений. — М.: Просвещение, 1976. — Т. 2. — С. 13–15.
- Горленко М.В. Класс Зигомицеты (*Zygomycetes*) // Там же. — С. 65–82.
- Дудка І.О. Нові системи порядку *Hyphomycetales* (*Moniliales*) // Укр. ботан. журн. — 1968. — 25, № 2. — С. 3–16.
- Дудка І.О. Водні гіфоміцети України. — К.: Наук. думка, 1974. — 240 с.
- Дудка И.А. Классификационные схемы несовершенных грибов порядка *Moniliales* и положение в них водных гифомицетов // Новости систематики высших и низших растений. — Киев: Наук. думка, 1977. — С. 134–203.
- Дудка И.А. Изучение элементов морфологии грибов // Методы экспериментальной микологии: Справочник. — Киев: Наук. думка, 1982. — С. 25–42.
- Захарченко В.А. Микроскопические грибы почв УССР, развивающиеся при повышенной температуре: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Киев, 1970. — 24 с.

- Захарченко В.О., Жернова І.І. Виділення термофільних та термотолерантних грибів з ґрунтів УРСР // Мікробіол. журн. — 1971. — 33, № 6. — С. 705–706.
- Захарченко В.А. Грибная флора песков УССР // IV съезд микробиологов Украины (Киев, 1975 г.): Тез. докл. — Киев : Наук. думка, 1975. — С. 77–78.
- Захарченко В.А. Микромитеты в песках Украины // Систематика, экология и физиология почвенных грибов. — Киев : Наук. думка, 1975. — С. 22–23.
- Захарченко В.А., Бидай Т.И. Встречаемость термофильных и термотолерантных грибов в песках УССР // VII съезд УБО (Ялта, 1982): Тез. докл. — Киев : Наук. думка, 1982. — С. 357–358.
- Визначник грибів України. Т. 3. Незавершені гриби // С.Ф.Морочковський, Г.Г.Радзівський, М.Я.Зерова. — К. : Наук. думка, 1971. — 694 с.
- Жданова Н.Н., Василевская А.И. Экстремальная экология грибов в природе и эксперименте. — Киев : Наук. думка, 1982. — 167 с.
- Имшенецкий А.А. Микробиологические процессы при высоких температурах. — М.; Л. : Изд-во АН СССР, 1944. — 159 с.
- Исаченко Б.Л., Мальчевская Н.Н. Биогенное самонагревание торфяной крошки // Докл. АН СССР. — 1936. — 4, № 8. — С. 363.
- Камышко О.П. Новые сумчатые грибы, выделенные из почв Средней Азии // Новости систематики низших растений. — М.; Л. : Наука, 1965. — С. 115–122.
- Кириленко Т.С. Нові види *Chaetomium* // Мікробіол. журн. — 1971. — 33, № 2. — С. 153–158.
- Кириленко Т.С. Атлас родов почвенных грибов. — Киев : Наук. думка, 1977. — 127 с.
- Кириленко Т.С. Определитель почвенных сумчатых грибов. — Киев : Наук. думка, 1978. — 196 г.
- Конопленко Л.А., Сизова Т.П. Значение температурного фактора для некоторых почвенных грибов // Вестн. Моск. ун-та. Сер. биол. — 1978. — № 3. — С. 31–35.
- Логинава Л.Г., Головачева Р.С., Егорова Л.А. Жизнь микроорганизмов при высоких температурах. — М. : Наука, 1966. — 295.
- Милько А.А. Определитель мукоральных грибов. — Киев : Наук. думка, 1974. — 303 с.
- Милько А.А., Шкуренок В.А. Новый вид из рода *Mucor* // Новости систематики низших растений. — М.; Л. : Наука, 1970. — С. 139–141.
- Мишустин Е.Н. Термофильные микроорганизмы в природе и практике. — М.; Л. : Изд-во АН СССР, 1950. — 390 с.
- Мишустин Е.Н., Емцев В.Т. Микробиология. — М. : Колос, 1970. — 343 с.
- Наумов Н.А. Флора грибов Ленинградской области. — М.; Л. : Изд-во АН СССР, 1954. — Ч. 1. — С. 118–168.
- Нюкша Ю.П. Систематический состав и экологические особенности грибов, развивающихся на бумаге документов: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — Л., 1972. — 45 с.
- Пидопличко Н.М. Грибная флора грубых кормов. — Киев : Изд-во АН УССР, 1953. — 486 с.
- Пидопличко Н.М., Бидай Т.И. К вопросу о генезисе термофильных грибов в различных горизонтах почв разных типов растительных ассоциаций юга Украины // Систематика, экология и физиология почвенных грибов. — Киев : Наук. думка, 1975. — С. 178–179.
- Пидопличко М.М., Захарченко В.О. Гриби з ґрунтів УРСР, що виділені при підвищеній температурі // Мікробіол. журн. — 1971. — 33, № 3. — С. 296–302.
- Пидопличко Н.М., Милько А.А. Атлас мукоральных грибов. — Киев : Наук. думка, 1971. — 115 с.
- Рубан Б.А., Арциховская Е.В. Биохимия и физиология иммунитета растений. — М. : Высш. шк. — 1968. — 412 с.
- Сафарян Э.С. Термофильные грибы из почв Армении // Биол. журн. Армении. — 1984. — 37, № 5. — С. 408–412.
- Сергеева К.С. *Chaetomium torulosum* Bain. и близкие к нему виды // Новости систематики низших растений. — М.; Л. : Наука, 1965. — С. 104–115.

- Сидорова И.И. Обзор современных взглядов на систематику гифомицетов // Микология и фитопатология. — 1967. — 1, № 6. — С. 453–463.
- Сидорова И.И. О некоторых подходах к установлению филогенетических связей несовершенных грибов // Четвертое Моск. совещ. по филогении растений. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1971. — С. 85–88.
- Сидорова И.И. Класс Аскомицеты (Ascomycetes) // Жизнь растений. — М.: Просвещение, 1976. — Т. 2. — С. 85–89.
- Сидорова И.И. Класс несовершенные грибы (Fungi imperfecti), или дейтеромицеты (Deuteromycetes). — Там же. — С. 370–376.
- Хасанов О. О термофильных грибах в почвах Чирчик-Келесского района Ташкентской области // Докл. АН УзССР. — 1968. — № 6. — С. 53–54.
- Шлегель Г. Общая микробиология / Пер. с нем. — М.: Мир, 1972. — 476 с.
- Элланская И.А. Класс Deuteromycetes // Методы экспериментальной микологии: Справочник. — Киев: Наук. думка, 1982. — С. 59–75.
- Элланская И.А., Захарченко В.А., Билай Т.И. и др. Микофлора компостов коры хвойных пород Сахалинской области // Микология и фитопатология. — 1983. — 17, № 6. — С. 480–483.
- Abdel-Faffah H.M., Moubasher A.H., Abdel-Hafez S.I. Mycoflora of salt marshes in Egypt. 3. Thermophilic fungi // Bull. Fac. Sci. ass. Univ. — 1977. — 6, N 2. — P. 225–236.
- Adams P.A., Deploye J.J. Enzymes produced by thermophilic fungi // Mycologia. — 1978. — 70, N 4. — P. 906–911.
- Airsworth G.C., Sparrow F.K., Sussman A.S. The fungi. Vol. 4. A taxonomic review with keys: Ascomycetes and Fungi imperfecti. — New York etc: Acad. press, 1973. — 621 p.
- Alexopoulos C.J. Einführung in die Mycologie. — Jena: Fischer, 1966. — 495 p.
- Ames L.M. A monograph of the Chaetomiaceae // U.S. Army Resand Dev. Ser. 2 (Repr. L.). — 1961. — P. 43.
- Apinis A.E. Occurrence of thermophilous microfungi in certain alluvial soils near Nottingham // Nova Hedwigia, Zeitschr. Kryptogamenk. — 1963. — 5, N 1. — P. 57–78.
- Apinis A.E. A new thermophilous Coprinus species from coastal grasslands // Trans. Brit. Mycol. Soc. — 1965. — 48, N 4. — P. 653–656.
- Apinis A.E. Dactylomyces and Thermoascus // Ibid. — 1967. — 50, N 4. — P. 573–582.
- Apinis A.E. Thermophilous fungi in certain grasslands // Mycopathol. et. mycol. appl. — 1972. — 48, N 1. — P. 63–74.
- Apinis A.E., Chesters C.G.C. Ascomycetes of some salt marshes and sand dunes // Trans. Brit. Mycol. Soc. — 1964. — 47, N 3. — P. 419–435.
- Apinis A.E., Eggins H.O.W. Thermomyces ibadanensis sp. nov. from oil palm kernel stacks in Nigeria // Ibid. — 1966. — 49, N 4. — P. 629–632.
- Apinis A.E., Pugh G.J.F. Thermophilous fungi of bird's nests // Mycopathol. et mycol. appl. — 1967. — 33, N 1. — P. 1–9.
- Apinis A.E., Tywyn M.P., Pugh G.J.F. Thermophilous fungi in Southern India // Phytocoenologia. — 1979. — 6, N 1. — P. 152–165.
- Arx J.A. von. Ostiolate and nonostiolate Pyrenomycetes // Mycol. Proc. K. Ned. Akad. Wet. Ser. C. — 1973. — 76, N 3. — P. 289–296.
- Arx J.A. The genera of fungi sporulating in pure culture. — Lehre: Cramer, 1970. — 288 p.
- Arx J.A. von. On Thielavia and some similar genera of Ascomycetes // Stud. mycol. — 1975. — N 8. — P. 1–29.
- Austwick P.K.G. Environmental aspects of Mortierella wolffi infection in cattle // N. Z. J. Agr. Res. — 1976. — 19, N 1. — P. 25–33.
- Awao T., Mitsugi K. Notes on thermophilic fungi in Japan. // Trans. Mycol. Soc. Jap. — 1973. — 14, N 2. — P. 145–160.
- Awao T., Otsuka S.-I. Notes on thermophilic fungi in Japan (2) // Ibid. — 1973. — 14, N 3. — P. 221–236.
- Awao T., Otsuka S.-I. Notes on thermophilic fungi in Japan (3) // Ibid. — 1974. — 15, N 1. — P. 7–22.

- Awao T., Udagawa S.I. A new thermophilic species of *Myceliophthora* // *Mycotaxon*. — 1983. — 16, N 2. — P. 436–440.
- Barron G.L. The genera of *Hyphomycetes* from soil. — Baltimore : William and Wilkins Co, 1968. — 367 p.
- Barron G.L., Cain R.F., Gilman J.C. The genus *Microascus* // *Can. J. Bot.* — 1961. — 39, N 10. — P. 1609–1631.
- Benjamin R.K. Ascocarps of *Aspergillus* and *Penicillium* // *Mycologia*. — 1955. — 47, N 5. — P. 669–687.
- Bergman O. Thermal degradation and spontaneous ignition in outdoor chip storage // *Res. Notes*. — 1968. — 53, N 1. — P. 36.
- Bergman O., Nilsson T. Studier over utomhuslagring av tallvedsdispus vid Pappersbruk // *Ibid.* — 1966. — 53, N 1. — P. 40.
- Bokhary H.A., Sabek A.M., Abu-Zinada A.H., Jow Fallath M.O. Thermophilic and thermotolerant fungi of arid regions of Saudi-Arabia: occurrence, seasonal variationships // *J. Arid environ.* — 1984. — 7, N 3. — P. 263–274.
- Booth C. Studies of the *Pyrenopezizomycetes*. VII // *Mycol. Pap. Commonw. Mycol. Inst. Kew.* — 1964. — N 94. — P. 1–16.
- Brown H.S., Smith G. The genus *Paecilomyces* Bainier and its perfect stage *Byssosclamyces* Westling // *Trans. Brit. Mycol. Soc.* — 1957. — 40, N 1. — P. 17–89.
- Bunce M.E. *Hemicola stellatus* sp. nov. a thermophilic mould from Hay // *Ibid.* — 1961. — 44, N 3. — P. 372–376.
- Chahal D.S., Hawksworth D.L. *Chaetomium cellulolyticum*, a new thermotolerant and cellulolytic *Chaetomium*. 1. Isolation, description and growth rate // *Mycologia*. — 1976. — 68, N 3. — P. 600–610.
- Chahal D.S., Wang D.I. *Chaetomium cellulolyticum*, growth, behavior on cellulose and protein production // *Ibid.* — 1978. — 70, N 1. — P. 160–170.
- Chang V., Hudson H.J. The fungi of wheat straw compost. 1. Ecological studies // *Trans. Brit. Mycol. Soc.* — 1967. — 50, N 4. — P. 649–666.
- Chapman E.S. Effect of temperature on growth rate of seven thermophilic fungi // *Mycologia*. — 1974. — 66, N 3. — P. 542–546.
- Craveri R., Craveri A., Guicciardi A. Ricerche sulle proprietà ed attività di eumiceti termofili isolati dal terreno // *Ann. microbiol.* — 1967. — 17, N 1. — P. 1–30.
- Craveri R., Manachini P.L., Craveri A. Eumiceti termofili presenti nel suolo // *Ann. Microbiol. ed enzimol.* — 1964. — 14, N 1/3. — P. 12–26.
- Crisan E.V. Current concepts of thermophilism and the thermophilic fungi // *Mycologia*. — 1973. — 65, N 6. — P. 1171–1198.
- Cooney D.G., Emerson R. Thermophilic fungi. An account of their biology, activities and classification. — San Francisco; London : Freeman, 1964. — 302 p.
- Eggins H.O.W., Cooney D.G. Thermophilic fungi associated with Nigerian oil palm produce // *Nature*. — 1964. — 205, N 5. — P. 1083–1084.
- Eggins H.O.W. The thermophilic fungi // *Microbial aspects of pollution* / Ed. G. Syker, T. Skinner. — London; New-York : Acad. press, 1971. — P. 267–279.
- Eggins H.O.W., Malik K.A. The occurrence of thermophilic cellulolytic fungi in a pasture land soil // *Antonie van Leeuwenhoek. J. Microbiol. and Serol.* — 1969. — 35, N 2. — P. 178–184.
- Eggins H.O.W., Szilvinyi A. von, Allsopp D. The isolation of actively growing thermophilic fungi from insulated soils // *Int. Biodeterior. Bull.* — 1972. — 8, N 2. — P. 53–58.
- Ellis D.H., Griffiths D.A. The fine structure of conidial development in the genus *Torula*. IV. *T. thermophila* Cooney et Emerson // *Can. J. Microbiol.* — 1976. — 22, N 8. — P. 1102–1112.
- Ellis D.H. Thermophilous fungi isolated from some antarctic and sub-antarctic soils // *Mycologia*. — 1980. — 72, N 5. — P. 1033–1036.
- Ellis D.H. Thermophilic fungi isolated from a heated aquatic habitat // *Ibid.* — 1980. — 72, N 5. — P. 1030–1033.

- Ellis D.H. Ultrastructure of thermophilic fungi. 1. Ascocarp morphology of *Thermoascus aurantiacus* // Trans. Brit. Mycol. Soc. — 1980. — 76, N 2. — P. 457–466.
- Ellis D.H. The sub-cellular events of ascospore formation in *Thermoascus aurantiacus* // Micron. — 1980. — 11, N 3/4. — P. 493–494.
- Ellis D.H. Sporangiospore ornamentation of thermophilic *Rhizopus* species and some allied genera // Mycologia. — 1981. — 73, N 3. — P. 511–523.
- Ellis D.H. Ascocarp morphology and terminal hilar ornamentation in thermophilic *Chaetomium* species // Ibid. — 1981. — 73, N 4. — P. 733–773.
- Ellis D.H. Ultrastructure of thermophilic fungi. IV. Conidial ontogeny in *Thermomyces* // Trans. Brit. Mycol. Soc. — 1981. — 77, N 2. — P. 229–241.
- Ellis D.H. Ultrastructure of thermophilic fungi. II. Ascus and ascospore development in *Thermoascus aurantiacus* // Ibid. — N 3. — P. 467–478.
- Ellis D.H., Keane P.J. Thermophilic fungi isolated from some Australian soils // Austral. J. Bot. — 1981. — 29, N 6. — P. 689–704.
- Ellis M.B. Dematiaceae Hyphomycetes. — Kew: Surrey, 1971. — 608 p.
- Evans H.C. Thermophilic fungi of coal spoil tips. 1. Taxonomy // Trans. Brit. Mycol. Soc. — 1971. — 57, N 2. — P. 241–254.
- Evans H.C. Thermophilic fungi of coal spoil tips. 2. Occurrence, distribution and temperature relationships // Ibid. — P. 255–266.
- Evans H.C. Thermophilic fungi of coal spoil tips. 3. Seasonal and spatial occurrence // Ibid. — N 3. — P. 267–272.
- Evans H.C. Thermophilous fungi isolated from the air // Ibid. — 1972. — 59, N 3. — P. 516–519.
- Evans H.C., Stolk A.C. *Talaromyces leycettanus* sp. nov. // Ibid. — 1971. — 56, N 1. — P. 45–49.
- Eveleigh D.E., Brewer D. Studies on slime accumulations in pulp and paper mills. VI. Isolation of thermophilic and thermotolerant fungi from paper mills // Can. J. Bot. — 1963. — 41, N 10. — P. 1377–1382.
- Fergus C.L. Thermophilic and thermotolerant molds and actinomycetes of mushroom compost during peak heating // Mycologia. — 1964. — 56, N 2. — P. 267–284.
- Fergus C.L. The temperature relationships and thermal resistance of a new thermophilic *Papulaspora* from mushroom compost // Ibid. — 1971. — 63, N 2. — P. 426–431.
- Fergus C.L. The fungus flora of compost during mycelium colonization by the cultivated mushroom, *Acaricus brunnescens* // Ibid. — 1978. — 70, N 3. — P. 636–644.
- Fergus C.L., Amelung R.M. The heat resistance of some thermophilic fungi on mushroom compost // Ibid. — 1971. — 63, N 3. — P. 675–679.
- Fergus C.L., Amelung R.M. A new thermotolerant species of *Chaetomium* from mushroom compost // Ibid. — N 6. — P. 1212–1217.
- Fergus C.L., Sinden J.M. A new thermophilic fungi from mushroom compost: *Thielavia thermophila* spec. nov. // Can. J. Bot. — 1969. — 47, N 10. — P. 1635–1637.
- Gams M., Lacey J. Cephalosporium-like hyphomycetes. Two species of *Acremonium* from heated substrates // Trans. Brit. Mycol. Soc. — 1972. — 59, N 3. — P. 519–522.
- Gäumann E. Die Pilze. Grundzüge ihrer Entwicklungsgeschichte und Morphologie. — Basel; Stuttgart: Birkhäuser, 1964. — 405 S.
- Golucke C.D., Gard B.J., McGaucher F.H. A critical evaluation of inoculum in composting // Appl. Microbiol. — 1954. — 22, N 1. — P. 45–53.
- Hedger J.N., Hudson H.J. *Thielavia thermophila* and *Sporotrichum thermophile* // Trans. Brit. Mycol. Soc. — 1970. — 54, N 3. — P. 497–500.
- Hedger J.M., Samson R.A., Basuki T. *Scytalidium indonesiacum*, a new thermophilous hyphomycete from Indonesia // Ibid. — 1982. — 78, N 2. — P. 364–366.
- Hiroshi K.L. A thermophilic fungus *Humicola lanuginosa* found in soil from Japan // Trans. Mycol. Soc. Jap. — 1966. — 7, N 1. — P. 99–100.
- Hoog G.S. The genera *Blastobotrys*, *Sporotrix*, *Calcarisporium* and *Calcarisporiella* Gen. nov. // Stud. mycol. — 1974. — N 7. — P. 68–70.

- Horie Y., Udagawa S.-I. Materials for the fungus flora of Japan // *Trans. Mycol. Soc. Jap.* — 1973. — 14, N 2. — P. 169–173.
- Hughes S.J. Conidiophores, conidia and classification // *Can. J. Bot.* — 1953. — 31, N 5. — P. 577–569.
- Ito Tadayoshi, Ueda Michiyo, Yokoyama Tatsuo. Thermophilic and thermotolerant fungi in paddy field soils // *Res. Commu. Inst. Ferment., Osaka.* — 1981. — N 10. — P. 20–32.
- Jack M.A., Tansey M.R. Growth, sporulation and germination of spores of thermophilic fungi incubated in sun heated soil // *Mycologia.* — 1977. — 69, N 1. — P. 109–117.
- Jaitly A.K., Rai J.N. Thermophilic fungi isolated from mangrove swamps // *Ibid.* — 1982. — 74, N 6. — P. 1021–1022.
- Jodice R., Scurti J.C., Ferrara F., Obert F. Miceti termofili. I. Contributo sull'isolamento, sul metabolismo e sulla capacita di degrado di materiali organici // *Allonia.* — 1974/1975. — 20, N 1. — P. 53–73.
- Kane B.E., Mullins J.T. Thermophilic fungi in municipal waste compost // *Mycologia.* — 1973. — 65, N 5. — P. 1087–1100.
- Kendrick W.B. Conidium spore. Taxonomy of Fungi imperfecti / Ed. B.Kendrick. — Toronto : Univ. Toronto press, 1971. — P. 301–302.
- Kendrick W.B., Carmichael J.W. Hyphomycetes // *The Fungi IV A* // Ed. Ainstworth, F.K. Sparrow, A.S. Sussman. — New York; London : Acad. press, 1973. — P. 323–509.
- Klopotek A. von. Revision der thermophilen Sporotrichum. Arten : *Chrysosporium thermophilum* (Apiris) comb. nov. und *Chrysosporium fergusii* spec. nov. Status conidialis von *Corynascus thermophilus* (Fergus et Sinden) comb. nov. // *Arch. Microbiol.* — 1974. — 98, N 4. — P. 365–369.
- Kurata Hiroshi, Ichinoe Masakatsu, Naito Atsushi. A thermophilic fungus, *Humicola lanuginosa* found in soil from Japan // *Trans. Mycol. Soc. Jap.* — 1966. — 7, N 2/3. — P. 99–100.
- Kuthubutheen F.J. Thermophilous fungi from Malaysia // *Ibid.* — 1982. — 79, N 3. — P. 548–552.
- Kuthubutheen A.J. Growth and sporulation of thermophilous fungi on agar containing various carbon and nitrogen compound // *Mycopathologia.* — 1983. — 82, N 1. — P. 45–48.
- Küster E., Lecci R. Studies on peat and peat microorganisms. II. Occurrence of thermophilic fungi in peat // *Arch. Microbiol.* — 1964. — 48, N 4. — P. 319–324.
- La Touche C.J. On a thermophile species of *Chaetomium* // *Trans. Brit. Mycol. Soc.* — 1950. — 33, N 1. — P. 94–105.
- Lindo L., Lasure, Bloke M. Ingle. Some effects of temperature on zygospore formation on *Mucor miehei* // *Mycologia.* — 1976. — 68, N 6. — P. 1145–1151.
- Lodhi S.A., Mirza F. A new genus of the Eurotiales // *Ibid.* — 1962. — 54, N 3. — P. 217–219.
- Löhr E., Olsen J. The thermophilic fungus *Humicola lanuginosa* // *Friesia.* — 1969. — 9, N 1/2. — P. 140–141.
- Lödström H. Studies on the physiology of the three soft rot fungi *Allescheria terrestris*, *Phialophora* (Morganinomyces) *luteo-viridis* and *Phialophora richardsiae* // *Stud. forest suec.* — 1974. — 115, N 1. — P. 1–42.
- Luttrell E.S. The ascotromatic Ascomycetes // *Mycologia.* — 1955. — 47, N 5. — P. 511–532.
- Maheshwari Ramesh. Occurrence and isolation of thermophilic fungi // *Current Sci. (India).* — 1968. — 37, N 10. — P. 377–279.
- Malik K.A. and Eggins H.O.W. Some studies on the effect of pH on the ecology of cellulolytic thermophilic fungi using a perfusion technique // *Biologia.* — 1972. — 18, N 1. — P. 143–151.
- Malloch D., Cain R.F. New species and combinations of cleistothecial Ascomycetes // *Can. J. Bot.* — 1972. — 50, N 1. — P. 61–72.
- Malloch D., Cain R.F. The Trichocomataceae; Ascomycetes with *Aspergillus*, *Paecilomyces* and *Penicillium* imperfect states // *Ibid.* — N 12. — P. 2613–2628.
- Malloch D., Cain R.F. The genus *Thielavia* // *Mycologia.* — 1973. — 65, N 5. — P. 1055–1077.

- Miehe H. Die Selbsterhitzung des Heues. Eine biologische studie. — Jena : Fischer, 1907. — 127 p.
- Miehe H. *Thermoidium sulfureum* n.g.n.sp., ein neuer Warmepilz // Ber. Dtsch. bot. Ges. — 1907. — 25, N 5. — S. 510–515.
- Mills J., Eggins H.O.W. The biodeterioration of certain plasticisers by thermophilic fungi // Int. Biodeterior. Bull. — 1974. — 10, N 2. — P. 39–44.
- Minoura K., Yokoe M., Kizima T., Nehira T. Thermophilic filamentous fungi in Japan (1) // Trans. Mycol. Soc. Jap. — 1973. — 14, N 4. — P. 352–361.
- Minoura K., Ochi K., Nehira T. Thermophilic filamentous fungi in Japan (2) // Ibid. — P. 362–366.
- Minter D.W., Kirk P.M., Sutton B.C. Thallic phialides // Trans. Brit. Mycol. Soc. — 1983. — 80, N 1. — P. 39–66.
- Morgan-Jones G. Notes on Hyphomycetes V. A new thermophilic species of *Acremonium* // Can. J. Bot. — 1974. — 52, N 2. — P. 429–431.
- Moubasher A.H., Mazen M.B., Abdel-Hafer A.I. *Humicola hyalothermophila* sp. nov. // Trans. Brit. Mycol. Soc. — 1979. — 72, N 3. — P. 509–510.
- Moubasher A.H., Abdel-Hafez S.I., Abdel-Fattah H.M., Moharam A.M. Fungi of wheat and broad-bean straw compost. II. Thermophilic fungi // Mycopathologia. — 1982. — 78, N 3. — P. 169–176.
- Moustafa A.F., Sharkas M.S., Kamel S.M. Thermophilic and thermotolerant fungi in the desert and saltmarshsoils of Kuwait // Norw. J. Bot. — 1976. — 23. — P. 213–220.
- Mulinge S.K., Apinis A.E. Occurences of thermophilous fungi in stored moist Barley grain // Trans. Brit. Mycol. Soc. — 1969. — 53, N 3. — P. 361–370.
- Noack K. Beitrage zur Biologie der thermophilen Organismen // Lloyd's Wiss. Bot. — 1912. — 51, N 4. — P. 593–648.
- Noack K. Der Betrieb Stoffwechsel der thermophilen Pilze // Jahrb. Wiss. Bot. — 1920. — 59, N 3. — P. 413–466.
- Nonomura A.M. Thermophilic fungi isolated from seaweed drift piles // Mycologia. — 1978. — 70, N 4. — P. 874–876.
- Ogbonna C.I.C., Pugh G.J.F., Eggins H.O.W. The degradation of tree bark thermophilic and thermotolerant fungi from Nigerian municipal compost // Int. Biodeterior. Bull. — 1982. — 18, N 1. — P. 23–24.
- Ogundero V.W. Degradation of Nigerian palm products by thermophilic fungi // Trans. Brit. Mycol. Soc. — 1981. — 77, N 2. — P. 267–271.
- Ogundero V.W. Thermophilic fungi and fermenting cocoa beans in Nigeria // Mycopathologia. — 1983. — 82, N 3. — P. 159–165.
- Okafor N. Thermophilic micro-organisms from rotting Maize // Nature. — 1966. — 210, N 5032. — P. 220–221.
- Omvik A. Two new species of *Chaetomium* and new *Humicola* species // Mycologia. — 1955. — 47, N 6. — P. 748–757.
- Oorschot C.A.N. von. The genus *Myceliophthora* // Persoonia. — 1977. — 9, N 2. — P. 401–408.
- Oorschot C.A.N. von. A revision of *Chrysosporium* and allied genera // Stud. mycol. — 1980. — 20. — P. 1–89.
- Oso B.A. Thermophilic fungi from stacks of oil palm kernels in Nigeria // Z. allg. Mikrobiol. — 1974. — 14, N 7. — P. 593–601.
- Oso B.A. Mycelial growth and amilase production by *Talaromyces emersonii* // Mycologia. — 1979. — 71, N 3. — P. 520–529.
- Oso B.A. *Talaromyces dupontii* from compost heaps in Nigeria // Ibid. — P. 635–641.
- Padhye A.A. Thermotolerant of *Crysosporium tropicum* differentiates it from *C. keratinophilum* // Ibid. — 1969. — 61, N 9. — P. 1126–1164.
- Palliser H.L. *Chaetomiaceae* // N. Amer. Flora. — 1910. — 3, N 1. — P. 59–64.
- Pugh C.J.T., Blakeman J.P., Morgan-Jones G., Eggins H.O.W. Studies on fungi in coastal soils. IV. Cellulose decomposing species in sand dunes // Trans. Brit. Mycol. Soc. — 1963. — 46, N 4. — P. 565–571.

- Pugh J.F., Blakeman J.B., Morgan-Jones G. *Thermomyces verrucosus* sp. nov. and *T. lanuginosus* // Ibid. — 1964. — 47, N 1. — P. 115–121.
- Rajesh Narain, Spivastava R.P. Mehrotra. A new thermophilic species of *Scytalidium* from India // Zbl. Microbiol. — 1983. — 138, N 7. — P. 569–572.
- Ramirez C. Manual and atlas of the *Penicillia*. — Amsterdam : Biomed. press, 1982. — 870 p.
- Raper K.B., Thom C., Fennell D.I. A manual of the *Penicillia*. — Baltimore : Williams, Wilkins Co, 1949. — 875 p.
- Raper K.B., Fennel D.J. The genus *Aspergillus*. — Baltimore : Williams, Wilkins Co, 1965. — 686 p.
- Saccardo P.A. Conspectus generum fungorum Italiae inferiorum nempe ad Sphaeropsideas, Melanconieas at Hyphomyceteas pertinentium systemate sporologico dispositorum // *Michelia*. — 1880. — 2, N 1. — P. 1–39.
- Saccardo F.A. *Fungi Italica autographice delniati*. — Padua, 1883. — Vol. 2. — 815 p.
- Samson R.A. *Paecilomyces* and some allied *Hyphomycetes* // *Stud. mycol.* — 1974. — 6. — 119 p.
- Samson R.A., Crisman M.J., Tansey M.R. Observations on the thermophilic ascomycete *Thielavia terrestris* // *Trans. Brit. Mycol. Soc.* — 1977. — 69, N 3. — P. 417–423.
- Samson R.A., Tansey M.R. *Byssochlamys verrucosa* sp. nov. // Ibid. — 1975. — 65, N 3. — P. 512–514.
- Sandhu D.K., Singh S., Waraich M.K. Thermophilous fungi of decomposing sugarcane bagasse // *Can. J. Bot.* — 1980. — 58, N 18. — P. 2015–2016.
- Sandhu D.K., Singh S. Airborne thermophilous fungi at Ameristar, India // *Trans. Brit. Mycol. Soc.* — 1985. — 84, N 1. — P. 41–45.
- Schipper M.A.A. 1. On certain species of *Mucor* with a key to all accepted species. 2. On the genera *Rhizomucor* and *Parasitella* // *Stud. mycol.* — 1978. — 17. — P. 1–20.
- Semeniuk G., Carmichael J.W. *Sporotrichum thermophila* in North America // *Can. J. Bot.* — 1966. — 44, N 1. — P. 105–108.
- Seth H.K. Studies on the genus *Chaetomium*. 1. Heterothallism // *Mycologia*. — 1967. — 59, N 4. — P. 580–584.
- Seth H.K. A monograph of the genus *Chaetomium* // *Nova Hedwigia*. — 1970. — 37, N 1. — P. 1–130.
- Shields J.K. Microflora of eastern Canadian wood ship piles // *Mycologia*. — 1969. — 61, N 10. — P. 1165–1169.
- Sigler L., Carmichael J.W. Taxonomy of *Malbranchea* and some other *Hyphomycetes* with arthroconidia // *Mycotaxon*. — 1976. — 4, N 2. — P. 349–488.
- Singh S., Sandhu D.K. Growth response of some thermophilous fungi at different incubation temperature // *Proc. Indian. Acad. Sci. B.* — 1982. — 91, N 2. — P. 153–158.
- Smith G. Some new and interesting species of microfungi. II // *Trans. Brit. Mycol. Soc.* — 1961. — 44, N 1. — P. 42–50.
- Smith G. Some new species of *Penicillium* and some observations on the taxonomy of the genus // Ibid. — 1963. — 46, N 3. — P. 331–337.
- Skolko A.J., Groves J.W. Notes on seed borne fungi. V. *Chaetomium* species with dichotomously branched hairs // *Can. J. Bot.* — 1948. — 26, N 1. — P. 269–280.
- Sopp O.J.O. Monographie der Pilzgruppe *Penicillium* mit besonderer Berücksichtigung der in Norwegen gefundenen Arten. *Videnskapselskapets Skrifter I. Mat.* // *Naturv. Kl.* — 1912. — N 11. — P. 35–42.
- Stolk A.C. Thermophilic species of *Talaromyces* Benjamin and *Thermoascus* Miehe // *Antonie van Leeuwenhoek J. Microbiol. and Serol.* — 1965. — 31, N 3. — P. 262–276.
- Stolk A.C., Evans H.C., Nilsson T. *Penicillium argillaceum* sp. nov., a thermotolerant *Penicillium* // *Trans. Brit. Mycol. Soc.* — 1969. — 53, N 2. — P. 307–311.
- Stolk A.C., Samson R.A. Studies on *Talaromyces* and related genera. I. *Hamigera* gen. nov. and *Byssochlamys* // *Persoonia*. — 1971. — 6, N 3. — P. 341–357.

- Stolk A.C., Samson R.A. The genus *Talaromyces* studies on *Talaromyces*. Studies on *Talaromyces*, and related genera. II // Stud. mycol. — 1972. — N 2. — P. 65.
- Stolk A.C., Samson R.A. The genus *Talaromyces*: studies on *Talaromyces* and related genera. II // Mycologia. — 1973. — 65, N 6. — P. 1055–1077.
- Subramanian C.V. A classification of the Hyphomycetes // Curr. Sci. — 1962. — 31, N 10. — P. 409–411.
- Subramanian C.V. Spore types in the classification of the Hyphomycetes // Mycopathol. et mycol. app. — 1965. — 26, N 4. — P. 373–384.
- Subramanian C.V. Conidiogenesis — concepts and correlations // Phytomorphology. — 1983. — 33, N 1/4. — P. 88–92.
- Subramanian C.V., Rajendran C.V., Rajendran C. Developmental morphology of Ascomycetes. VI. *Thermoascus aurantiacus* // Cryptogamie. Mycol. — 1980. — 1, N 2. — P. 175–185.
- Taber R.A., Pettit R.E. Occurrence of thermophilic microorganisms in peanuts and peanut soil // Mycologia. — 1975. — 67, N 1. — P. 157–161.
- Tansey M.R. Isolation of thermophilic fungi from selfheated, industrial wood chip piles // Ibid. — 1971. — 63, N 3. — P. 537–547.
- Tansey M.R. Agar-diffusion assay of cellulolytic ability of thermophil fungi // Arch. Microbiol. — 1971. — 77, N 1. — P. 1–11.
- Tansey M.R. Isolation of thermophilic fungi from snuff // Appl. Microbiol. — 1975. — 29, N 1. — P. 128–129.
- Tansey M.R. Efficient isolation of thermophilic and thermotolerant mucoralean fungi // Mycopathologia. — 1984. — 85, N 1/2. — P. 31–42.
- Tansey M.R., Brock T.D. Isolation of thermophilic and thermotolerant fungi from hot spring Effluents and Thermal soils of yellowstona National Park // Bacteriol. Proc. — 1971. — 8, N 1. — P. 36–44.
- Tansey M.R., Brock T.D. The upper temperature limit for Eukariotic Organisms // Proc. Nat. Acad. Sci. — 1972. — 69, N 9. — P. 2426–2428.
- Tansey M.R., Brock T.D. *Dactylaria gallopava*, a cause of avian encephalitis in hot spring effluents, thermal soils and selfheated coal waste piles // Nature. — 1973. — 242, N 5394. — P. 202–203.
- Tansey M.R., Brock T.D. Microbiol life at high temperatures: ecological aspects // Microbiol. life in extreme environments / Ed. D.J.Kushner. — London : Acad. press, 1978. — P. 159–216.
- Tansey M.R., Jack M.A. *Thielavia australiensis* sp. nov., a new thermophilic fungus from incubator-bird (mallee fowl) nesting material // Can. J. Bot. — 1975. — 53, N 1. — P. 81–83.
- Tansey M.R., Jack M.A. Thermophilic fungi in sun-heated soils // Mycologia. — 1976. — 68, N 5. — P. 1061–1075.
- Tansey M.R., Jack M.A. Growth of thermophilic and thermotolerant fungi in soil in situ and in vitro // Ibid. — 1977. — 69, N 3. — P. 563–578.
- Tansey M.R., Murrmann D.N., Behnke B.K., Behnke E.R. Enrichment, isolation and assay of growth of thermophilic and thermotolerant fungi in lignin-containing media // Ibid. — 1977. — 69, N 2. — P. 463–476.
- Takats T., Manachini P.L., Craveri R. Microflora thermophila del rizlano di *Lolium* in terra de Marcita // Ann. microbiol. ed enzymol. — 1965. — 15, N 1/5. — P. 1–9.
- Thakur S.B. Occurrence of spores of thermophilic fungi in the air at Bombay // Mycologia. — 1977. — 69, N 1. — P. 197–199.
- Thirumalachar M.J., Whitehead M.D., Mathur P.N. A new genus of Eurotiaceae from soil // Ibid. — 1964. — 58, N 6. — P. 813–815.
- Thom C. The Penicillia. — Baltimore: Williams, Wilkins Co., 1930. — 643 p.
- Tsiklinskaja P.W. Sur les mucedines thermophiles // Ann. Inst. Pasteur. — 1899. — 13, N 4. — P. 500–505.
- Tubaki K. Taxonomic study of Hyphomycetes // Ann. Rep. Inst. Fermentation. — 1963. — 1, N 1. — P. 25–54.

- Tubaki K., Tsuruta O. Thermophilic fungi isolated from imported maize and milo // Trans. Mycol. Soc. Jap. — 1976. — 17, N 3/4. — P. 387–390.
- Udagawa S.-I. A taxonomic study on the Japanese species of *Chaetomium* // J. Gen. and Appl. Microbiol. Tokyo. — 1960. — 6, N 2. — P. 223–251.
- Udagawa S.-I. Taxonomy of thermophilic and thermotolerant fungi in a recent development // Ann. Rept. Res. Inst. Chemobio dyn. Chibex Univ. — 1983. — 11, N 1. — P. 63.
- Udagawa S., Furuya K., Horie Y. Notes on some ascomycetous microfungi from soil // Bull. Natl. Sci. Mus (Tokyo). — 1973. — 16, N 3. — P. 503–520.
- Ueda Seiichi, Udagawa S.I. *Sagenoma ryukuensis*, a new thermotolerant ascomycete // Myco-taxon. — 1984. — 20, N 2. — P. 499–504.
- Upadhyay J.M., Farmelo M.S., Goetz S.G., Melan M.A. A new variety of thermophilic mold, *Thermoascus aurantiacus* var. *levisporus* // Mycopathologia. — 1984. — 87, N 1/2. — P. 71–80.
- Vasant Rao, de Hoog G.S. Some notes on *Torula* // Persoonia. — 1975. — 8, N 3. — P. 199–206.
- Volz P.A. Thermotolerant fungi associated with Taiwan hot springs // Phytologia. — 1976. — 33, N 2. — P. 154–163.
- Waksman S.A., Umbreit W.W., Cordon T.C. Thermophilic actinomycetes and fungi in soils and in composts // Soil Sci. — 1939. — 47, N 1. — P. 37–61.
- Ward J.E., Jr, Cowley G.T. Thermophilic fungi of some central south Carolina forest soils // Mycologia. — 1972. — 64, N 1. — P. 200–204.
- Wadhvani K., Mehrotra N. Studies on osmophilic, thermophilic and osmo-thermophilic fungi associated with seeds of *Linum usi tatissimum* // Geophytology. — 1982. — 12, N 2. — P. 192–194.
- Winter G. Sordariaceae // Rabenh. Krypt.-Fl. — 1884. — 1. — P. 161–187.
- Zycha H. Mucorineae: Kryptogamenfl. — Leipzig ; Brandenburg, 1935. — 264 p.

КРАТКИЙ СЛОВАРЬ МИКОЛОГИЧЕСКИХ ТЕРМИНОВ

- Азигоспоры** — споры, развивающиеся из диплоидной яйце-клетки без редукционного деления
- Акропетальные конидии** — конидии, образующиеся в цепочках, где наиболее молодые расположены на верхней части цепочки, а старые — у ее основания
- Антеридии** — мужские половые органы, в которых формируются половые клетки. Различают антеридии: а) амфигенные, образующиеся у основания оогония; б) андрогенные, образующиеся на одном из разветвлений гифы, несущей оогоний; в) гипогинные — образующиеся на ножке оогония; г) диклинные — образующиеся на ответвлениях гиф, расположенных рядом с гифами, несущими оогоний; и) моноклинные — образующиеся из основной гифы; е) парагинные — антеридии, которые прикрепляются к оогонии сбоку
- Антеризоиды** — мужские половые клетки с жгутиками
- Апикальный** — верхушечный рост
- Апланоспора** — неподвижная спора бесполого размножения без жгутиков
- Апланогаметы** — неподвижные гаметы
- Апотеций** — плодовое тело сумчатых, открытое, блюдцевидной или чашевидной формы
- Апофиза** — вздутие гифы, которое образуется под спорангием
- Архикарп** — женский половой орган сумчатых грибов
- Артроконидия** — конидия, образующаяся в результате деления гифы в виде цепочек; артроконидии часто являются конидиальной стадией многих грибов. От ондий отличаются более плотной оболочкой и большей шириной, чем производящая их гифа
- Аска** — сумкоподобная клетка, возникающая при половом процессе у сумчатых грибов, в которой образуется сумкоспора (аскоспора)
- Аскокарп** — плодовое тело сумчатых грибов, состоящее из сумок и разросшихся вокруг них гиф гриба
- Аскоспора** — спора, образующаяся в сумке (аске) сумчатых грибов
- Аскострома** — строма (тело), на которой или в которой находятся сумки
- Базидия** — орган полового спороношения у базидиальных грибов
- Базипетальные конидии** — конидии, образующиеся в цепочках, в которых наиболее молодая находится у основания конидиеносца, а старая — у вершины цепочки
- Базидиокарп** — плодовое тело базидиальных грибов
- Базидиоспоры** — органы размножения базидиальных грибов, образуемых на базидиях
- Бластоспоры** — споры, которые образуются путем почкования и по мере созревания они отделяются от материнской клетки
- Гаметангий** — половой орган, образующийся из одного или разных талломов, в котором развиваются гаметы. Характерен для зигомицетов (мукоральных)
- Гаметы** — половые клетки, сливающиеся при оплодотворении
- Геммы** — почковидные репродуктивные структуры бесполого происхождения с толстой оболочкой. Образуются в различных участках гиф при неблагоприятных условиях
- Гетерогамия** — половой процесс у грибов, при котором половые клетки морфологически отличаются
- Гетерокариоз** — слияние генетически разнородных ядер в клетке гиф и конидий грибов

Гетероталлизм — разнополовость, не сопровождающаяся морфологическим различием мужского и женского органов: обнаруживается только при половом процессе

- биполярный — половой процесс имеет два типа спаривания: + и —
- тетраполярный — половой процесс, имеющий четыре типа спаривания

Гимений — слой клеток у сумчатых и базидиальных грибов, выстилающий плодовое тело, на котором возникают сумки или базидии

Гомокариотические клетки — клетки, содержащие два или более генетически однородных ядра

Гомоталлизм — обоеполовость. Все особи данного вида имеют морфологически и физиологически равноценные талломы; могут копулировать гаметы, происходящие из одного таллома

Дикарион — попарное сближение, но не слияние ядер после плазмогамии

Дихотомическое ветвление (конидиеносцев или спорангиеносцев) — ветвление, при котором они разветвляются вилкообразно примерно на две равные части, каждая из которых может в свою очередь последовательно несколько раз разветвляться, образуя ответвления I, II и т.д. порядков

Зигогамия — половой процесс, при котором сливаются не гаметы, а гаметангии с недифференцированным содержимым

Зигоспора — спора, образующаяся в результате зигогамии; зрелая зигоспора имеет обычно толстую оболочку. Прорастает после разной продолжительности периода покоя

Зигота — клетка, образованная в результате слияния двух гамет

Зооспорангий — орган бесполого размножения у зигомицетов, в котором образуется зооспора

Зооспоры — споры, передвигающиеся в воде с помощью жгутиков:

- дипланетические — имеющие две морфологически различные формы;
- монопланетические — морфологически однотипные

Изогамия — тип полового процесса, при котором сливаются подвижные гаметы одинакового размера

Интеркалярный — промежуточный, расположенный не на верхушке, а в промежутке между клетками гиф (интеркалярные хламидоспоры и т.д.)

Интраматрикулярный — таллом, распространяющийся внутри субстрата, мицелия, реже органов размножения

Кариогамия — слияние ядер при половом процессе

Кисточка — многократное разветвление конидиеносцев со стеригмами и конидиями

- моновертицилятная — состоящая из одного пучка или мутовки стеригм;
- бивертицилятная — состоящая из стеригм первого и второго порядков, сидящих на веточках конидиеносцев;
- поливертицилятная — состоящая из более чем двух порядков стеригм на веточках конидиеносцев

Клейстотеций (клеистокарп) — замкнутое плодовое тело сумчатых грибов, не имеющее специального отверстия для освобождения сумкоспор, в котором располагаются сумки

Колонка — верхушечная часть спораносца, находящаяся внутри спорангия; бывает обычно различной формы

Колония — совокупность вегетативных и репродуктивных структур, выросших из одной споры или клетки гифы данного вида

Конидиеносец — простые либо более или менее дифференцированные ответвления гифы, на которых возникают конидиеносные клетки, образующие конидии

Конидиеносная клетка — клетка, из которой или в которой непосредственно образуются конидии

Конидия — спора бесполого размножения, экзогенно образующаяся на отростках гиф или дифференцированных конидиеносцах, коремиях, пикнидах, пионнотах

Коремий — сросшийся пучок конидиеносных гиф

Ламелла — первичная поперечная перегородка между спорами

Макроконидии — конидии, имеющие одну или несколько перегородок

Метулы — разветвления конидиеносцев со стеригмами, при которых боковые ветви отходят от центральной оси

Микроконидии — конидии без перегородок; обычно обильно образуются на простых, реже дифференцированных конидиеносцах

Моноподальное ветвление конидиеносцев (спорангиеносцев) — ветвление, при котором боковые ветви отходят от центральной оси

Муральные конидии — конидии, имеющие поперечные и продольные перегородки

Оидии — короткие округлые или удлинённые тонкостенные клетки, образующиеся при сегментации мицелия и выполняющие функцию конидий

Оогамия — тип полового процесса, состоящий в слиянии большой неподвижной женской яйцеклетки с небольшим антеридием или актерозоидом

Оогоний — одноклеточный женский половой орган, в котором развивается одна или несколько яйцеклеток, характерный для фикомицетов с оогамным половым процессом

Ооспора — зигота, образовавшаяся в результате оогамии

Палисадный слой конидиеносцев — слой, состоящий из конидиеносцев, размещающихся параллельно

Парафизы — одно- или многоклеточные гифы, располагающиеся между сумками и предохраняющие их от механического повреждения и высыхания

Перидий — внешняя, уплотнённая оболочка плодовых тел у некоторых сумчатых грибов и дейтеромицетов

Перитеций — плодовое тело сумчатых грибов, в полости которого развиваются сумки со спорами. Обычно грушевидной, овальной или шаровидной формы, внутри полый; имеет на вершшке узкое отверстие, через которое выбрасываются споры

Пикниды —местилище различной формы, выстланные слоем конидиеносцев, на которых образуются конидии у некоторых дейтеромицетов

Пионноты — слизистый слой конидий, образующихся конидиеносцами, которые составляют сплетение на прозо- или плектенхиматическом сплетении гиф мицелия

Плектенхима — грибная ткань, возникающая в результате срастания и сплетения гиф

Прозоплектенхима — грибная ткань, образующаяся при сплетении и срастании гиф, разделённых перегородками на удлинённые цилиндрические клетки

Плазмогамия — слияние цитоплазмы клеток

Плеоморфизм — образование в цикле развития гриба морфологически разных спороношений

Реверзум — обратная сторона колонии гриба при культивировании на твердой питательной среде

Ризоиды — образования гиф в виде волосков или утончённых гиф, которыми гриб прикрепляется к субстрату

Ризоморфы — уплотнённые, толстые, обычно темно окрашенные сплетения гиф, различной степени дифференцировки

Ростовая трубка — гифа, выходящая через пору или разрыв оболочки прорастающей споры грибов до появления первой перегородки или ветвления

Симподальное ветвление — ветвление гиф, конидиеносцев, при котором центральная ось прекращает свой рост, а боковая ветвь ее служит как бы продолжением центральной оси; ветвление I, II и т.д. порядков

Склероции — мицелиальные образования, обычно круглой формы, разных размеров, состоят из плотного сплетения гиф; содержат запасные питательные вещества и мало влаги. Служат для сохранения вида в неблагоприятных условиях

Спора — общий термин для репродуктивных структур грибов; один из критериев таксономии грибов

Спорангиоспора — споры бесполого размножения, образующиеся в стилоспорангиях и спорангиях.

Спорангий — орган бесполого размножения, в котором образуются спорангиоспоры.

Спорангиола — спорангий без колонки с одной или несколькими спорангиоспорами; размер спорангиол меньше, чем спорангия.

Спородохии — скопления конидиеносцев на плектенхиматическом сплетении гиф или на паренхиматической строме, на которых образуются в виде подушечки слизи конидии.

Спорофор — спорообразующие или споросодержащие структуры грибов — конидиеносцы, аскокарпы, базидиокарпы и т.д.

Стеригмы — вершущие короткие клетки различной формы, несущие конидии.

Стилоспорангий — спорангий, снабженный колонкой (характерен для мукоральных грибов).

Столоны — гифы, которые в местах соприкосновения с субстратом образуют ризоиды и спорангиеносцы.

Строма — плотное сплетение вегетативных гиф с клетками тканей питающего растения (хозяина) или субстрата, в котором или на котором образуются репродуктивные структуры.

Таллом — вегетативное тело грибов.

Терминальный — развивающийся на вершущей гиф, конидиеносцев и других структур.

Фиалида — конечная одноклеточная спороносящая клетка на вершущей конидиеносца, образующая на верхнем конце конидии, одиночные или в базипетальных цепочках. Фиалиды могут образовываться на метулях, конидиеносце, гифе.

Фиалоконида — конидия, образующаяся на фиалидах, объединенных в цепочки или головки.

Фиалофор — структура, несущая фиалиды.

Фрамобазидия — базидия, имеющая перегородки.

Холобазидия — несептированная базидия.

Хламидоспоры — клетки, отделенные от других клеток гиф или конидий толстой оболочкой, шаровидные или широкоовальные, с диаметром большим, чем клетки гиф и конидий, в которых они образуются. Возникают интеркалярно и терминально; обычно окрашены; содержат значительное количество липидов.

Цистида — стерильный, обычно светло окрашенный конический, различной формы конец несосудистой гифы в гимении (или другой части грибов), чаще всего у базидиомицетов.

Экстрематриальный — таллом гриба, распространяющийся на или вблизи поверхности субстрата.

УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ ГРИБОВ

- Absidia* v. Tiegh. 33
Absidia corymbifera (Cohn) Sacc. et Trott 15, 34
Absidia ramosa (Lindt) Lendn 15, 34
Acremonium Link: Fr. 70, 76
Acremonium alabamensis Morgan-Jones 5, 59
Acremonium flavum W. Gams 15, 76, 78
Acremonium thermophilum W. Gams et Lacey 5, 15, 76, 77
Acrophialophora Edwards 82, 85
Acrophialophora fusispora (Saksena) Ellis 16, 85, 86
Ascomycetes 3, 17, 21, 32, 40
Aspergillus Mich. ex Link 70, 74
Aspergillus candidus Link 13, 15, 75
Aspergillus fumigatus Fres 6, 10, 12, 15, 75
Aspergillus nidulans (Eidam) Wint. 44
Basidiomycetes 26, 32, 65
Byssochlamys Westl. 42
Byssochlamys verrucosa Samson et Tansey 42
Calcarisporiella de Hoog 70, 79
Calcarisporiella thermophila (Evans) de Hoog 16, 79, 82
Chaetomium Kunze ex Fr. 60
Chaetomium britannicum Ames 4, 15, 60
Chaetomium cellulolyticum Chahale et Hawksworth 15, 60, 61, 62
Chaetomium rectopilum Fergus et Amelung 15, 60, 61
Chaetomium thermophile La Touche 60, 63
Chaetomium thermophile La Touche var. coprophile Cooney et Emerson 15, 60, 63, 65
Chaetomium thermophile La Touche var. dissitum Cooney et Emerson 60, 63
Corynascus v. Arx 54, 55
Corynascus sepedonium (Emmons) v. Arx 55
Corynascus thermophilus (Fergus et Sindén) v. Klopotek 15, 55, 56
Coprinus Pers. 65
Coprinus delicatulus Apinis 66
Dactylomyces Sopp 42, 51
Dactylomyces thermophilus Sopp 4, 7, 15, 51
Deuteromycetes 3, 17, 22
Emericella Berk. et Br. 42, 44
Emericella nidulans (Eidam) Vuill 15, 44
Fungi imperfecti 32, 67
Humicola Traaen 83, 87
Humicola grisea Traaen var. thermidea Cooney et Emerson 3, 5, 9, 16, 87, 88, 90
Humicola hyalothermophila Moubasher, Mazen et Abdel-Hafez 5, 16, 87
Humicola insolens Cooney et Emerson 3, 4, 5, 8, 10, 11, 16, 87, 89
Malbranchea Sacc. 70
Malbranchea pulchella Sacc. ex Penz. var. sulfurca (Miehe) Cooney et Emerson 3, 6, 7, 8, 9, 10, 13, 15, 70, 72
Melanocarpus v. Arx 55, 56
Melanocarpus albomyces (Cooney et Emerson) v. Arx 3, 9, 12
Monascus v. Tiegh. 53
Monascus ruber v. Tiegh. 15, 53, 54
Mucorales 32
Mycelia sterilia 69, 92
Myceliophthora Cost. 70, 71
Myceliophthora fergusii (Klopotek) v. Oorschot 56
Myceliophthora hinnulea Awao et Udagawa 5, 15, 71, 72
Nodulisporium Preuss 59, 83, 86
Nodulisporium cylindroconidium de Hoog 16, 86
Papulaspora Preuss 92
Papulaspora thermophila Fergus 5, 16, 93
Paecilomyces Bain. 70, 77
Paecilomyces byssochlamydoides Stolk et Samson 46, 47
Paecilomyces leycettanus Evans et Stolk 48, 49

Paecilomyces puntonii (V u i l l.)
 N a n n i z i 15, 78, 79, 82
Paecilomyces variotii B a i n. 7, 15, 78,
 80, 81
Paecilomyces verrucosus S a m s o n e t
 T a n s e y 43
Penicillium L i n k 70, 73
Penicillium argillaceum S t o l k, E v a n s
 e t N i l s s o n 15, 73
Penicillium dupontii G r i f f. e t M a u b l.
 7, 48
Penicillium emersonii S t o l k 46
Rhizomucor (L u c e t e t C o s t.)
 W e h m e r 33, 37
Rhizomucor miehei (C o o n e y e t
 E m e r s o n) S c h i p p e r 15, 37, 38
Rhizomucor pusillus (L i n d t)
 S c h i p p e r 8, 10, 11, 15, 37, 38
Rhizomucor tauricus (M i l k o e t
 S c h k u r i e n k o) S c h i p p e r 15, 37
Rhizopus E h r e n b e r g 33, 35
Rhizopus cohnii B e r l. e t d e T o n i
 15, 36
Rhizopus microsporus v. T i e g h. 13,
 15, 36
Stilbella L i n d a u 91
Stilbella thermophila F e r g u s 4, 7, 12,
 92, 93
Scytalidium P e s a n t e 82, 83

Scytalidium indonesiacum H e d g e r,
 S a m s o n e t B a s u k i 5, 16, 83, 84
Scytalidium thermophilum (C o o n e y
 e t E m e r s o n) A u s t w i c k 16,
 83, 84
Talaromyces B e n j. 42, 45, 46, 47
Talaromyces byssochlamydoides
 S t o l k e t S a m s o n 5, 15, 45, 46, 47
Talaromyces leycettanus E v a n s e t
 S t o l k 4, 11, 15, 45, 47, 48
Talaromyces thermophilus S t o l k 4, 15,
 45, 47, 48
Thermoascus M i e h e 42, 49
Thermoascus aurantiacus M i e h e 4, 6,
 8, 9, 10, 15, 49, 50
Thermoascus crustaceus (A p i n i s e t
 C h e s t e r s) S t o l k 15, 49, 50
Thermomyces T s i k l i n s k y 83, 88
Thermomyces ibadanensis A p i n i s
 e t E g g i n s 4, 9, 16, 88, 90, 92
Thermomyces lanuginosus T s i k l i n s k y
 4, 7, 9, 10, 89
Thermomyces stellatus (B u n c e)
 A p i n i s 16, 88, 89, 90
Thielavia Z o p f 55, 57
Thielavia terrestris (A p i n i s) M a l l o c h
 e t C a i n 12, 15, 58
Zygomycetes 3, 17, 20, 32

ОГЛАВЛЕНИЕ

ОБЩАЯ ЧАСТЬ	3
ТЕРМОФИЛЬНЫЕ ГРИБЫ – ТАКСОНОМИЯ, ЭКОЛОГИЯ, ТЕРМОФИЛИЯ	3
МОРФОЛОГО-КУЛЬТУРАЛЬНЫЕ ПРИЗНАКИ ГРИБОВ	17
ОСНОВНЫЕ МЕТОДЫ ИЗУЧЕНИЯ ТЕРМОФИЛЬНЫХ ГРИБОВ	27
СПЕЦИАЛЬНАЯ ЧАСТЬ	32
КЛАСС ZYGOMYCETES (ЗИГОМИЦЕТЫ)	32
Порядок <i>Mucorales</i> (мукоральные)	32
Семейство <i>Mucoraceae</i> (мукоровые)	33
Род <i>Absidia</i> (абсидия)	33
Род <i>Rhizopus</i> (ризонус)	35
Род <i>Rhizomucor</i> (ризомукор)	37
КЛАСС ASCOMYCETES (АСКОМИЦЕТЫ)	40
ПОДКЛАСС EUASCOMYCETIDAE (ЭВАСКОМИЦЕТИДОВЫЕ)	41
Группа порядков <i>Plectomycetiidae</i> (плектомицетовые)	41
Порядок <i>Eurotiales</i> (Эвротиальные)	41
Семейство <i>Trichosomataceae</i> (трихокоматные)	41
Род <i>Byssochlamys</i> (биссохламис)	42
Род <i>Emericella</i> (эмерицелла)	44
Род <i>Talaromyces</i> (таларомицес)	45
Род <i>Thermoascus</i> (термоаск)	49
Род <i>Dactylomyces</i> (дактиломицес)	51
Семейство <i>Monascaceae</i> (монасковые)	52
Род <i>Monascus</i> (монаск)	53
Группа порядков <i>Pyrrenomycetiidae</i> (пиреномицетовые)	53
Порядок <i>Sphaeriales</i> (сферические)	53
Семейство <i>Thielaviaceae</i> (тиелавиновые)	54
Род <i>Corynascus</i> (коринаска)	55
Род <i>Melanocarpus</i> (меланокарп)	56
Род <i>Thielavia</i> (тиелавия)	57
Семейство <i>Chaetomiaceae</i> (хетомиевые)	59
Род <i>Chaetomium</i> (хетомий)	60
КЛАСС BASIDIOMYCETES (БАЗИДИОМИЦЕТЫ)	64
Род <i>Coprinus</i> (копринус)	65
КЛАСС DEUTEROMYCETES (ДЕЙТЕРОМИЦЕТЫ), ИЛИ FUNGI IMPERFECTI (НЕСОВЕРШЕННЫЕ ГРИБЫ)	67
Род <i>Malbranchea</i> (мальбраншея)	70
Род <i>Myceliophthora</i> (мицелиофтора)	71
Род <i>Penicillium</i> (пенициллий)	73
Род <i>Aspergillus</i> (аспергилл)	74

<i>Род Acremonium</i> (акремоний)	76
<i>Род Paecilomyces</i> (пециломицес)	77
<i>Род Calcarisporiella</i> (калькариспориелла)	79
<i>Род Scytalidium</i> (сциталидий)	83
<i>Род Astrophialophora</i> (акрофиалофора)	85
<i>Род Nodulisporium</i> (нодулиспорий)	86
<i>Род Humicola</i> (гумикола)	87
<i>Род Thermomyces</i> (термомицес)	88
<i>Род Stilbella</i> (стильбелла)	91
Порядок <i>Mucelia sterilia</i> (стерильные мицелии)	92
<i>Род Parulaspora</i> (папуласпора)	92
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	95
КРАТКИЙ СЛОВАРЬ МИКОЛОГИЧЕСКИХ ТЕРМИНОВ	105
УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ ГРИБОВ	109